

ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

Unter Mitarbeit von

E. Bauereisen, Leipzig - R. Dittler, Marburg/Lahn - A. Jarisch, Innsbruck - L. Lendle,
Göttingen - H. Lieb, Graz - H. Lullies, Kiel - R. Rigler, Graz - H. Schaefer, Heidelberg
F. Scheminzky, Innsbruck - H. Schriever, Mainz - G. Schubert, Wien - E. Schütz, Münster/W.
H. Weber, Heidelberg - K. Wezler, Frankfurt/Main - E. Wöhlisch, Würzburg

herausgegeben von

A. W. FORST - B. ROMEIS - R. WAGNER

109. Band · Heft 1



Urban & Schwarzenberg · München und Berlin 1956

Inhalt

Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin

Prof. Dr. Emil von S k r a m l i k, Die „Lupenwirkung“ der Zunge. Mit 2 Abb. 1

— Sind haptisch-optische Vergleiche zulässig? 14

Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin

Dr. Walter K e s t e n, Die Grenzen der haptischen Leistungsfähigkeit. Mit 2 Abb. 24

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg und der Medizinischen Universitätsklinik Mainz

Prof. Dr. Paul K r ü g e r und Dr. Dr. Paul Georg G ü n t h e r, Über den Zusammenhang zwischen funktionellem Verhalten und strukturellem Aufbau des innervierten und des denervierten Säugermuskels. Mit 5 Abbildungen . . . 41

Aus dem Physiologischen Institut der Universität München und aus dem Hydraulischen Institut der Techn. Hochschule München

Dr. H. P i e p e r und Dipl. Ing. W. V o g e l, Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes mittels katheterförmiger Differenzdruckmanometer. Mit 5 Abbildungen 62

Aus dem Physiologischen Institut der Universität München

Dr. A. B l e i c h e r t und Prof. Dr. R. W a g n e r, Versuche zur Erfassung des Pupillenspiels als Regelungs-Vorgang. Mit 9 Abbildungen 70

Schriftleitung: Prof. B. Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84.

Manuskripte sind zu schicken:

von Arbeiten experimentell-biologischen Inhalts an Prof. Benno Romeis, Institut für Histologie und experimentelle Biologie, München 15, Pettenkoferstr. 11, Ruf 54 0 84,

von Arbeiten physiologischen und physiologisch-chemischen Inhalts an Prof. Richard Wagner, Physiologisches Institut, München 15, Pettenkoferstr. 12, Ruf 53 3 35, 51 5 46,

von Arbeiten pharmakologischen Inhalts an Prof. August Wilhelm Forst, Pharmakologisches Institut, München 15, Nußbaumstr. 28, Ruf 51 0 34.

Erscheinungsweise: Die Zeitschrift erscheint in Heften von etwa 5 Druckbogen; je 6 Hefte bilden einen Band.

Bezugspreis: Der Preis beträgt für ständige Bezieher je Heft DM 12.50 und je Band DM 75.—. Einzelpreis des Heftes DM 14.—. Einbanddecken DM 3.— je Band.

Anzeigen: Aufträge an den Verlag Urban & Schwarzenberg, München 26, Thierschstraße 11, erbeten.

Beiträge: Zur Veröffentlichung kommen nur Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen; Buchbesprechungen werden *nicht* aufgenommen. Die Originalarbeiten sollen möglichst 3 Druckbogen und die wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 2 Druckseiten nicht überschreiten. Jede Arbeit soll am Schluß eine kurze Zusammenfassung enthalten. — Schrifttumangaben sind jeweils an den Schluß der Arbeit zu setzen und zwar einheitlich wie folgt: Nachname des Verfassers, Anfangsbuchstabe des Vornamens, Zeitschrift, **Band**, Jahreszahl, Seite. Bei Schrifttumangaben von Büchern folgen auf den Verfasseramen der Titel des Buches, Auflage, Ort, Jahreszahl, Seite.

Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin

Die „Lupenwirkung“ der Zunge*

Von Emil v. Skramlik, Berlin

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 12. März 1956

I. Einleitung

Es ist eine den meisten Zahnärzten und vielen Zahnkranken bekannte Tatsache, daß Exkavationen, die zur Behandlung von Kariesschäden an Zähnen gesetzt werden, bei Begutachtung durch die Zungenspitze sehr viel größer erscheinen als sie es in Wirklichkeit sind. Es ergibt sich da in der Beurteilung der Größe des Loches zwischen dem Arzt und dem Patienten eine tiefgehende Diskrepanz. Der Arzt sieht das Ausmaß der Höhlung, beurteilt diese also optisch. Der Patient sieht sie nicht, er hat aber die Möglichkeit, die Zungenspitze in das Loch einzuführen und sich auf Grund allfälliger Bewegungen der Zunge ein Urteil über die Größe der Höhlung zu bilden. Wenn man nun dem Patienten die Möglichkeit gibt, mit Hilfe eines Spiegels die Exkavation zu betrachten, so ist er überrascht, daß sie viel kleiner ist als er es auf Grund der haptischen Beurteilung annehmen konnte. Man ist aber dieser Erscheinung m. W. von wissenschaftlicher Seite noch nicht nachgegangen, jedenfalls sind die Ursachen dafür nicht erforscht worden. Deswegen habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, darüber Untersuchungen anzustellen bzw. durch meinen Schüler W. Antrick anstellen zu lassen¹.

Von vornherein brauchte man über diese Erscheinung nicht gerade erstaunt zu sein. Wir wissen es ja schon aus den Untersuchungen von E. H. Weber², daß der Raumsinn — soweit man von einem solchen sprechen kann — auf der Zungenspitze sehr fein entwickelt ist, feiner als an allen anderen Körpergegenden. An den Fingerbeeren, die ja für gewöhnlich zum Tasten benutzt werden, betragen die Raumschwellen 0,2 cm, während sie an der Zungenspitze ein Ausmaß von 0,1 cm haben. Darin handelt es sich um einen Ausdruck für das sogenannte Medianlinienphänomen³. Wenn sich die beiden Sinnesempfänger, die zur Unterscheidung räumlicher Verhältnisse da sind, auf der gleichen Körperseite befinden, so sind die Raumschwellen größer, als wenn sich die beiden Empfänger unter sonst gleichbleibenden Bedingungen rechts und links

* Herrn Prof. Dr. Felix Lommel zu seinem 80. Geburtstag gewidmet.

von der Medianebene des Körpers befinden. Im ersten Falle erfolgt die „Begutachtung“ durch gleichzeitig gelegene Anteile der Gehirnrinde, im zweiten handelt es sich um eine Art von Rechts-Links-Vergleich, indem rechte und linke Anteile der Großhirnrinde zur Tätigkeit geraten.

Daß die Leistungsfähigkeit der Drucksinnesempfänger in der Zunge besonders groß ist, geht auch aus einer anderen Beobachtung hervor. Man kann nämlich mit Hilfe der Zungenspitze feine Spalten im Material entdecken, die sich mit den Fingerspitzen oft nicht feststellen lassen. Dies gilt vor allem für Bruchstellen in Zahnprothesen. Führt man über diese mit der Zunge hinweg, so ist der Riß ohne weiteres festzustellen, genauso wie mit Hilfe der Augen. Stellt man den gleichen Versuch mit der Haut der Fingerbeeren an, so erscheint die betreffende Stelle völlig glatt. Bei diesem Versuch kann man auch die besondere Eignung der Fingernägel feststellen. Wenn man nämlich mit Hilfe des Nagels über die Sprungstelle hinwegfährt, so ist diese ebenfalls unschwer zu ermitteln. Das Auge erweist sich unter diesen Bedingungen allen anderen Sinneswerkzeugen überlegen. Es folgen dann — soweit sich dies heute schon sagen läßt — die Drucksinnesempfänger in der Zunge bzw. im letzten Fingerglied, wenn sie mit Hilfe der Nägel zur Tätigkeit gebracht werden. Als letztes reiht sich die Haut an den Fingerbeeren, die ja für gewöhnlich zum Betasten benutzt wird, an.

II. Eigene Untersuchungen

Die Beurteilung von Form und Größe eines Gegenstandes erfolgt in der Mundhöhle durch die Drucksinnesempfänger in den Schleimhäuten der Zunge, der Wangen und der Lippen. Ferner kommen dafür das Zahnfleisch und mittelbar die Zähne selbst in Betracht^{4, 5}. Dazu treten noch die Kraftsinnesempfänger in der Zungen- bzw. Kaumuskulatur ins Spiel. Es geschieht dies im wesentlichen durch Zusammenarbeit von Druck- und Kraftsinn, also auf jenem Wege, den ich als haptischen bezeichnet habe.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, wie wir das Erlebnis von Form und Größe des in die Mundhöhle eingeführten Gegenstandes veranschaulichen können. In Bezug auf die Form genügt eine einfache Beschreibung, denn man kann ja ohne weiteres aussagen, ob es sich scheinbar um ein kreisförmiges oder ein elliptisches, um ein quadratisches oder rechteckiges Gebilde handelt. Schwieriger liegen die Dinge in Bezug auf die Beurteilung der Größe. Hier kommen zur Lösung nur haptisch-optische Vergleiche in Frage, indem man den haptisch aufgenommenen Gegenstand entweder zu einer Zeichnung oder einem Modell in Beziehung setzt, die in Leseentfernung betrachtet werden.

Da ist es wesentlich zu wissen, ob solche haptisch-optischen Vergleiche zulässig sind oder aber nicht. Da es sich um eine Größenbeurteilung durch das Auge handelt, spielt der Akkomodationsvorgang in das Geschehen mit hinein. Dieselbe Strecke erscheint dem Auge aber umso kürzer, je weiter weg sie sich von dem aufnehmenden Organ befindet. Es wird also aller Wahrscheinlichkeit nach ein objektiv richtiger Vergleich des haptisch auf-

genommenen Gegenstandes mit einem optisch aufgenommenen nur unter bestimmten Bedingungen gelingen, am besten durch Festlegung des Akkomodationsgrades des Auges. Man könnte bei solchen Versuchen zweckmäßig mit Leuten arbeiten, die das 60. Lebensjahr überschritten haben, die also kaum noch über eine Akkomodation verfügen. Durch Vorsetzen einer Brille von + 4 dptr. könnte man diese Menschen auf die sogenannte Leseentfernung einstellen. Dann kann man ohne weiteres die Tafel mit den Zeichnungen der Figuren oder diese selbst darbieten und sie zur Begutachtung der Größe von Gegenständen benutzen, die in die Mundhöhle eingeführt werden.

Bei alten Menschen werden sich hier keine besonderen Schwierigkeiten bemerkbar machen. Etwas anders liegen die Dinge bei jungen Leuten, die noch über eine gute Akkomodation verfügen, die es ihnen ermöglicht, sich auf verschieden weit entfernte Gegenstände einzustellen. Hier kann man sich auch in der Weise behelfen, daß man ihnen die Tafel mit den Figuren in der üblichen Leseentfernung darbietet. Es wäre aber auch möglich, sie mit Hilfe eines Glases von + 4 dptr. auf die übliche Leseentfernung einzustellen.

Natürlich entspricht die Leseentfernung — im Durchschnitt 30 cm — nicht streng der Entfernung Auge—Mundhöhle, richtiger Weise Auge—Zungenspitze, die zu etwa 9 cm zu veranschlagen ist. Gewiß können wir die Mundhöhle nicht unmittelbar betrachten, wohl aber vermögen wir sie unter Vermittlung des „inneren Auges“⁶⁻⁸ mit der hier befindlichen Zunge gewissermaßen in Augenschein zu nehmen. Freilich sind diese Eindrücke als sehr „dunkel“ und undeutlich zu bezeichnen. Sie beruhen natürlich nicht auf einem optischen, vielmehr offenbar auf einem haptischen Geschehen, das sozusagen ins optische übersetzt wird. Auch wird auf die vorhin genannte Entfernung von 9 cm wohl ein junger Mensch akkomodieren können, bis etwa zum 17. Lebensjahr, niemals aber ein älterer. Durch die innerliche Betrachtung können wir uns aber von der Größe des in der Mundhöhle befindlichen Gegenstandes einen gewissen Eindruck verschaffen, also auf innerlich optischem und nicht allein haptischem Wege, und wir können Form und Größe dieses Gegenstandes mit irgendwelchen Zeichnungen vergleichen, die uns in Leseentfernung dargeboten werden. Ein näheres Heranrücken der Gegenstände an die Augen führt zu keiner Verbesserung der Leistung, da die Bilder dann undeutlich werden und nicht etwa gewinnen, wenn wir entweder stark akkomodieren oder uns stark brechende Gläser, wie das vom 20. Lebensjahr unbedingt notwendig sein wird, vor die Augen setzen. Im übrigen habe ich⁹ nachgewiesen, daß in dem sogenannten Arbeitsbereich der Hände, dem beidhändigen Tastraum, solche haptisch-optischen Vergleiche durchaus statthaft sind, vorausgesetzt, daß die Entfernung des gesehenen Gegenstandes 80 cm nicht überschreitet und daß dieser nicht in den seitlichen Anteilen des haptischen Raumes gelagert ist. Dies trifft in dem vorliegenden Falle nicht zu. Im übrigen bleibt uns ja keine andere Möglichkeit des Vergleichs, also der Aufnahme des Eindruckes von Form und Größe von Gegenständen, die wir in die Mundhöhle einführen.

Auf eine nicht uninteressante Tatsache soll hier hingewiesen werden. Beim Versuch, die eigene Mundhöhle zu „betrachten“ kommt es unwillkürlich zu einer Senkung der Bulbi. Dabei erlebt man eine Bewegungstäuschung, die in die Reihe derjenigen gehört, die ich jüngst beschrieben habe¹⁰ und die ich quantitativ bestimmen ließ¹¹⁻¹⁴. Senkt man die Augen, so erhebt sich scheinbar der Unterkiefer, hebt man sie, sei es, um sie in die ursprüngliche Lage zurückzuführen, sei es, um nach oben zu blicken, so senkt sich scheinbar der Unterkiefer. Es empfiehlt sich unter diesen Bedingungen die Zähne aufeinanderzupressen, damit nicht etwa bei diesem Vorgang durch Mitinnervation wirklich Bewegungen im Kiefergelenk zustandekommen. Beim Anstellen dieses Versuches muß man insofern Vorsicht walten lassen als Scheinbewegungen des Unterkiefers auch im Zusammenhang mit der *A t m u n g* festzustellen sind. Bei der Einatmung senkt sich der Unterkiefer, bei der Ausatmung hebt er sich scheinbar. Doch sind diese Scheinbewegungen nur im Liegen ausgeprägt, im Sitzen sind sie nicht so deutlich. Es ist daher am Platze, die Scheinbewegungen des Kiefers in Zusammenhang mit den Augenbewegungen nur im *L i e g e n* zu überprüfen. Durch die scheinbare Hebung des Unterkiefers bei Senkung der Augen wird uns die Mundhöhle mit ihrem Inhalt sozusagen näher gebracht. Es ändert dies aber an dem Erfolg der inneren Betrachtungsweise nichts. Die scheinbare Annäherung der Mundhöhle an die Augen (bei deren Senkung) bedeutet ja keine Verbesserung der Bildschärfe, wenn von einer solchen überhaupt mit Rücksicht auf die geringe Distanz (Auge—Mundhöhle) gesprochen werden kann.

Es sollen nunmehr die Ergebnisse der Versuche beschrieben werden. Dabei empfiehlt es sich auch kurz die anfänglichen Experimente zu besprechen, die sich später als zu verwickelt erwiesen und bei denen in die Mundhöhle Gegenstände verschiedener Form und Größe eingeführt wurden, die aus Werkstoff hergestellt waren und eine Dicke von 0,15 cm aufwiesen. Sie besaßen die Form von Quadraten, Rechtecken, Kreisen, Ellipsen und gleichseitigen Dreiecken. Ihr Flächeninhalt schwankte zwischen 7,8 und 0,2 cm² in 8 Stufen. Die ihnen entsprechenden Zeichnungen wurden den Vpn. in Leseentfernung dargeboten. Die Aufgabe der Vp. bestand nun darin, im unwissentlichen Verfahren den in die Mundhöhle eingeführten Gegenstand, dessen Form und Größe ihr nicht bekannt waren, haptisch zu begutachten und dann unter Betrachtung des Schemas auf jene Figur hinzuweisen, die ihr der Form und Größe nach gleich erschien. Zum Vexieren waren für jeden Typus noch zwei größere und eine kleinere Figur auf dem Karton gezeichnet, der der Vp. optisch dargeboten wurde.

Die Form der Gegenstände wird nicht immer richtig erkannt. So werden quadratische Gegenstände mit rechteckigen, rechteckige mit quadratischen oder elliptischen Gegenständen verwechselt. Auch kommt es nicht selten vor, daß ein rechteckiger mit einem elliptischen bzw. ein elliptischer mit einem rechteckigen Gegenstand vertauscht wird, ebenso ein kreisförmiger mit einem elliptischen bzw. umgekehrt ein elliptischer mit einem kreisförmigen. Es sind eigentlich nur die *d r e i e c k f ö r m i g e n* Gegenstände, welche nahezu stets mit Sicherheit erkannt werden.

Wenn Verwechslungen zwischen kreisförmigen und elliptischen Gegenständen auf der einen, quadratischen und rechteckigen auf der anderen Seite vorkommen, so ist das nicht überraschend. Im ersten Falle handelt es sich um rundliche, im zweiten um eckige Gebilde. Daß es dagegen zu Verwechslungen zwischen rechteckigen und elliptischen Gegenständen bzw. umgekehrt kommt, ist nicht ohne weiteres verständlich.

Es hängt dies, wie genaue Beobachtungen gelehrt haben, damit zusammen, daß bei Begutachtung durch die Zunge bzw. das Zahnfleisch, das die Innenfläche der Kiefer auskleidet, an kreisförmigen bzw. elliptischen Gegenständen „Vorsprünge“ entdeckt werden, die in Wirklichkeit an ihnen gar nicht gegeben sind. Diese Vorsprünge machen sich stets an derjenigen Stelle des Gegenstandes bemerkbar, der die Zungenspitze gerade aufliegt. Darauf ist es zurückzuführen, daß u. U. eckige und runde Gegenstände durcheinander geworfen werden.

Was die Größenbeurteilung der Gegenstände anbelangt, so ergab sich bei verschiedenen Vpn. ein Auseinandergehen der Urteile insofern, als bei einigen eine Überschätzung, bei anderen dagegen eine Unterschätzung statthatte. Die Ursachen für diese Schwankungen sind auf das Vorgehen bei der Beurteilung zurückzuführen. Man kann mit der Zungenspitze den Umfang, man kann aber auch die Fläche des platten Gegenstandes abtasten. Im ersten Falle erschien die Figur den Vpn. zumeist größer, im zweiten Falle zumeist kleiner als sie in Wirklichkeit war. Von der Art und Weise, in der die Zunge benutzt wurde, hing also das Urteil der Vpn. im hohen Maße ab. Dazu kommt noch das Eingreifen der anderen Sinnesempfänger in der Mundhöhle außerhalb der Zunge, so daß es verständlich ist, wenn die Urteile über denselben Gegenstand durch verschiedene Vpn. wechselnd ausfallen.

Nachdem man die Ursachen für die Unter- bzw. Überschätzung kennen gelernt hatte, wäre es sehr einfach gewesen, den Vpn. die Art des Vorgehens bei der haptischen Beurteilung zur Erzielung gleichartiger Ergebnisse sozusagen vorzuschreiben. Es erwies sich aber als sehr viel zweckmäßiger, die Zunge allein zur Prüfung von Form und Größe von Gegenständen zu verwenden. Zu diesem Zwecke wurden drei Serien von Versuchen durchgeführt: a) man arbeitete in kleine Platten kreis- bzw. dreieckförmige Ausschnitte verschiedener Größe ein, b) man montierte kreis- bzw. dreieckförmige Platten auf Stifte, c) man schaffte in Blöcke aus Stentsmasse zylinderförmige Höhlungen, die in Durchmesser und Tiefe wechselten.

Aufgabe der Vp. war es, in den Versuchsreihen a) und b) an Hand von vorgelegten Figuren in Leseentfernung diejenige aufzuzeigen, die der Form und Größe nach dem mit der Zunge betasteten Gegenstand entsprach. In der Versuchsreihe c) wurden den Vpn. Blöcke mit gleicher Bildung wie die im Versuche dargebotenen vorgelegt. Die Vp. hatte dann denjenigen Block zu bezeichnen, dessen Höhlung der haptisch aufgenommenen völlig zu entsprechen schien. Das Verfahren war stets unwissentlich; während der Prüfung hatten die Vpn. die Augen geschlossen zu

halten und sie erst zu öffnen, wenn der Vergleich in Frage kam. Vom Ausfall der Versuche wurde den Vpn. nichts mitgeteilt.

a) Bei dieser ersten Versuchsreihe waren in Platten aus Werkstoff von 8 cm² Flächeninhalt kreis- bzw. dreieckförmige Ausschnitte eingearbeitet, deren Ausmaß in 9 Stufen im ersten Falle zwischen 2,54 und 0,07, im zweiten Falle zwischen 1,35 und 0,04 cm² schwankte. Den Vpn. wurde eine solche Platte zwischen die Finger gegeben. Es war dann ihre Aufgabe durch Einführen der Zunge, gegebenenfalls unter Bewegungen derselben Form und Größe dieses Ausschnittes zu beurteilen*. Letzteres erfolgte an Hand von Figuren, die auf einem Blatt Papier gezeichnet waren und in Leseentfernung vom Auge gehalten wurden. Neun Platten konnten dargeboten werden. Auf dem Blatt Papier waren aber noch zwei größere und eine kleinere zum Vexieren gezeichnet. Es mußte ja die Vp. die Möglichkeit haben, eine Auswahl vorzunehmen.

Merkwürdigerweise kommen in Bezug auf die Form Verwechslungen zwischen den verschiedenen Arten von Ausschnitten vor. Die kreisförmigen Ausschnitte wurden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle als solche richtig erkannt. Es kam nur selten vor, daß sie mit Dreiecken verwechselt wurden. Demgegenüber war eine Verwechslung von Dreiecken mit Kreisen verhältnismäßig häufig, bei einzelnen Vpn. sogar in 17 % aller Fälle. Die Ursache für diese Verwechslung ist in folgendem zu suchen: Ist der Ausschnitt genügend groß, daß man die Zungenspitze durch ihn hindurchstecken kann, so ist es vielfach schwierig zu entscheiden, ob es sich um einen kreis- oder einen dreieckförmigen Ausschnitt handelt. Im Grunde genommen stellt man aus diesem Anlaß die Form der Zungenoberfläche fest. So kommt es, daß das Gebilde zumeist als oval angesehen wird. Führt man aber, was in größeren Ausschnitten sehr leicht möglich ist, um den Rand herum, so hängt das sinnliche Ergebnis davon ab, ob die Zungenspitze an einer Stelle bei der Bewegung innehält oder aber nicht. Kommt es zu einem Hacken der Zunge, ohne daß an der betreffenden Stelle in Wirklichkeit ein Eck oder eine Rauigkeit gegeben ist, so hat man den Eindruck, als ob sich dort wirklich ein „Vorsprung“ befinden würde. In diesem Falle kommt es zu einer Verwechslung mit einem dreieckförmigen Ausschnitt. Ist dagegen eine glatte Bewegung der Zunge in dem Ausschnitt möglich, so wird die kreisförmige Form richtig erkannt.

Was die Beurteilung der Größe der Ausschnitte anbelangt, so sind die entsprechenden Versuchsergebnisse in Tabelle 1 und 2 für drei Vpn. zusam-

* Bei diesen Versuchen habe ich eine merkwürdige Beobachtung gemacht. Wenn man die Zunge in den Ausschnitt eines Plättchens steckt, das vom Zeigefinger und Daumen der einen Hand oder der beiden Hände gehalten wird, so erlebt man eine Täuschung über die Entfernung der Zungenspitze oder -ränder von den Fingern, die das Plättchen halten. In Wirklichkeit liegen die Zunge und die haltenden Fingeranteile in der gleichen Ebene, also gleich weit weg vom Körper. Man hat aber den Eindruck, als ob sich die Zungenanteile, vor allem die Zungenspitze, weiter weg vom Körper befinden würden als die Finger. Die Täuschung ist dann besonders ausgeprägt, wenn der Ausschnitt klein ist, so daß die Zungenspitze in die Öffnung wohl eindringen, durch sie aber nicht hindurchzutreten vermag. Diese Täuschung mag damit zusammenhängen, daß wir nicht gewohnt sind, die Zunge in Zusammenarbeit mit den Fingern zu betätigen. Weiter wirken sozusagen zwei sinnliche Bestandteile gegeneinander, einmal die haltenden Finger, die sich in der Richtung auf den Körper zu betätigen, sodann die Zungenspitze, die vorgestreckt ist und sich infolgedessen vom Körper weg bewegt. Dadurch erscheint die Zunge weiter weg vom Munde zu liegen als die Finger.

mengestellt, in Tabelle 1 für die kreisförmigen, in Tabelle 2 für die dreieckförmigen Ausschnitte. Wenden wir uns zuerst den Zahlenwerten der Tabelle 1 zu! Gelegentlich geschieht es, daß die Größe richtig erkannt wird. Dies war bei Vp. 6 in 2 %, bei Vp. 1 sogar in 17,5 % aller Fälle so. Es kommt verhältnismäßig selten vor, daß die Ausschnitte kleiner beurteilt werden, während in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Figur größer geschätzt wird. Die letzteren Zahlenwerte bewegen sich zwischen 71 und 98 %.

Tabelle 1

| Größe | Vp. 1 | | Vp. 5 | | Vp. 6 | |
|-----------------|-------|------|-------|------|-------|------|
| | n | % | n | % | n | % |
| richtig erkannt | 35 | 17,5 | 9 | 4,5 | 4 | 2,0 |
| kl. geschätzt | 23 | 11,5 | 18 | 9,0 | 1 | 0,5 |
| gr. geschätzt | 142 | 71,0 | 173 | 86,5 | 195 | 97,5 |

Sicherheit des Erkennens der Größe von kreisförmigen Ausschnitten. Die Zungenspitze wird in die Öffnungen hineingetan. Es wurden jeweils 200 Versuche durchgeführt. Es bedeuten: kl. kleiner, gr. größer, n die Zahl der betreffenden Versuche.

Tabelle 2

| Größe | Vp. 1 | | Vp. 5 | | Vp. 6 | |
|-----------------|-------|------|-------|------|-------|------|
| | n | % | n | % | n | % |
| richtig erkannt | 53 | 26,5 | 22 | 11,0 | 2 | 1,0 |
| kl. geschätzt | 75 | 37,5 | 27 | 13,5 | 1 | 0,5 |
| gr. geschätzt | 72 | 36,0 | 151 | 75,5 | 197 | 98,5 |

Sicherheit des Erkennens der Größe von dreieckförmigen Ausschnitten. Die Zungenspitze wird in die Öffnungen hineingetan. Es wurden jeweils 200 Versuche durchgeführt. Es bedeuten: kl. kleiner, gr. größer, n die Zahl der betreffenden Versuche.

Ähnlich liegen die Dinge bei der Beurteilung der Größe von dreieckförmigen Ausschnitten (s. Tabelle 2). Auch da kommt es vor, daß die Größe richtig beurteilt wird (von Vp. 1 sogar in 26,5 % aller Fälle). Ein Kleiner-schätzen ist im allgemeinen selten zu verzeichnen; eine Ausnahme bildet hier die Vp. 1, bei der in 37,5 % aller Fälle eine Unterschätzung statthatte. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle werden die Figuren überschätzt. Bei den Vpn. 5 und 6 war dies in 75,5 bzw. 98,5 % aller Fälle gegeben, während dies bei Vp. 1 verhältnismäßig selten geschah (bloß in 36 % aller Fälle). Ganz allgemein kann man sagen, daß Vp. 6 sehr sicher und gleichmäßig gearbeitet hat. Das ist bei Vp. 1 nicht der Fall gewesen. Wenn bei ihr durchschnittlich etwas andere Werte gefunden wurden als bei den restlichen Vpn., so hängt dies vorzugsweise mit der Größe der kreis- bzw. dreieckförmigen Ausschnitte zusammen. Alle größeren Ausschnitte wurden von ihr im allgemeinen überschätzt; die kleineren Ausschnitte dagegen, bei denen eine Einführung der Zunge in die Öffnung nicht möglich war, wurden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle unterschätzt. Die Ausschnitte erschienen mit Rücksicht auf die mangelhafte Möglichkeit der Betätigung der Zunge außerordentlich klein. So kommt es, daß Vp. 1 aus dem Rahmen der übrigen Vpn. herausfällt, in ganz besonderem Maße bei der Beurteilung der dreieckförmigen Ausschnitte.

b) In diesem Falle waren kreis- bzw. dreieckförmige Platten modelliert worden, die den Ausschnitten in der Versuchsreihe a) völlig entsprachen. Diese Modelle waren auf einem Stift zum Zwecke des Haltens montiert. Der Vl. reichte der Vp. ein solches Modell. Sie hatte dann die Aufgabe, mit der Zunge eine Prüfung vorzunehmen und seine Form und Größe zu beurteilen. Bei dieser Versuchsreihe kamen Verwechslungen in Bezug auf die Form nicht vor. Es ist dies nicht weiter überraschend, da man es sehr leicht in der Gewalt hat, mit der Zunge um den Rand der Figur herumzufahren und auf diese Weise die Form zu erkennen. Was die Beurteilung der Größe anbelangt, so kam es (s. Tabelle 3) bei den kreisförmigen Figuren gelegentlich vor, daß die Größe richtig beurteilt wurde. Bei Vp. 6 kam ein richtiges Erkennen der Größe niemals vor, bei Vp. 1 dagegen in 7,5 % aller Fälle. Ein Kleinerschätzen war selten; in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle wurden die kreisförmigen Figuren überschätzt.

Tabelle 3

| Größe | Vp. 1 | | Vp. 5 | | Vp. 6 | |
|-----------------|-------|------|-------|------|-------|-----|
| | n | % | n | % | n | % |
| richtig erkannt | 12 | 7,5 | 8 | 5,0 | 0 | — |
| kl. geschätzt | 1 | 0,6 | 1 | 0,6 | 0 | — |
| gr. geschätzt | 147 | 91,9 | 151 | 94,4 | 160 | 100 |

Sicherheit des Erkennens von kreisförmigen Figuren, die auf einen Nagel montiert sind. Die Zungenspitze wird um die Begrenzung herumgeführt. Es wurden jeweils 160 Versuche durchgeführt. Es bedeuten: kl. kleiner, gr. größer, n die Zahl der betreffenden Versuche.

Tabelle 4

| Größe | Vp. 1 | | Vp. 5 | | Vp. 6 | |
|-----------------|-------|------|-------|------|-------|-----|
| | n | % | n | % | n | % |
| richtig erkannt | 37 | 23,0 | 9 | 5,6 | 0 | — |
| kl. geschätzt | 11 | 6,9 | 1 | 0,6 | 0 | — |
| gr. geschätzt | 112 | 70,1 | 150 | 93,8 | 160 | 100 |

Sicherheit des Erkennens von dreieckförmigen Figuren, die auf einen Nagel montiert sind. Die Zungenspitze wird um die Begrenzung herumgeführt. Es wurden jeweils 160 Versuche durchgeführt. Es bedeuten: kl. kleiner, gr. größer, n die Zahl der betreffenden Versuche.

Die Ergebnisse der Versuche mit den dreieckförmigen Figuren sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Hier kam es häufiger vor, daß die richtige Größe erkannt wurde (bei Vp. 1 in 23,0 % aller Fälle). Ein Kleinerschätzen war selten, während ein Überschätzen häufig vorkam (bei Vp. 1 in 70,1, bei Vp. 6 in 100 % aller Fälle).

c) In dieser Versuchsreihe wurden Blöcke aus Stentsmasse verwendet, in die zylinderförmige Höhlungen von wechselndem Durchmesser und wechselnder Tiefe eingearbeitet waren. Der Durchmesser stieg von 6 über

8 und 10 auf 14 mm an, die Tiefe wechselte zwischen 2, 4 und 6 mm (drei Stufen). Aufgabe der Vp. war es, die Höhlungen mit der vorgestreckten Zungenspitze abzutasten und dann aus den ihr vorgelegten Blöcken denjenigen auszusuchen, der in der Form seiner Höhlung dem dargebotenen Block am ehesten gleichkam.

Es ist von vornherein klar, daß die Zungenspitze nicht immer auf den Boden der Höhlung auftrifft, auch wenn sie weit vorgestreckt und sehr spitz gemacht wird. Bei dem Versuche mit der Zungenspitze bis auf den Boden der Höhlung zu gelangen, wird leicht der Eindruck erweckt, als ob diese sehr tief wäre. Ganz besonders ausgeprägt war diese Erscheinung bei denjenigen Blöcken, deren Durchmesser 6 mm betrug. Nur bis zu einer Tiefe der Höhlung von 2 mm konnte die Zungenspitze den Boden treffen, darüber hinaus war dies nicht möglich. Man verfällt dann dem Eindruck, als ob die Zunge in ein sehr tiefes Loch geraten würde, dessen Tiefe sich nicht ermessen läßt.

Was die Ergebnisse der Schätzung von Durchmesser und Tiefe der Höhlung anbelangt, so sind die entsprechenden Zahlenwerte für 3 Vpn. in Tabelle 5 zusammengestellt. Man braucht nur die ersten drei Spalten zusammenzuzählen, um zu erfahren, daß in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Durchmesser der Höhlung überschätzt wird. Wenn man die Ergebnisse unter Nr. 1—3 gemeinsam berücksichtigt, so geschah dies in weit über 80 % aller Fälle. Das Zusammenzählen ist zulässig, weil in diesem Falle der Durchmesser der Höhlung größer angegeben wurde als es den Verhältnissen tatsächlich entsprach. Eine Unterschätzung (Nr. 4—6) kommt nahezu niemals in Frage, ebenso ist eine richtige Beurteilung des Durchmessers der Höhlung relativ selten (Nr. 7—9). Bei Vp. 1 kam eine richtige Einschätzung selten vor (in 2,9 %), während dies bei Vp. 5 in 29,6 % aller Fälle zustande kam. Was die Tiefe der Höhlung anbelangt, so wird sie vielfach richtig beurteilt; selten erscheint die Höhlung tiefer und noch viel seltener flacher als dies wirklich der Fall ist. Die Höhlungen werden also beim Betasten mittels der Zunge in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle überschätzt, vorzugsweise in Bezug auf den Durchmesser, weniger in Bezug auf die Tiefe. Interessant ist es, daß beim Einlegen der Zungenspitze in Höhlungen, deren Tiefe 2 mm übersteigt, vielfach der Eindruck entsteht, als ob man in ein „Faß ohne Boden“ hineinfahren würde.

Tabelle 5

| Nr. | D | T | Vp. 1 | | Vp. 5 | | Vp. 6 | |
|-----|---|---|-------|------|-------|------|-------|------|
| | | | n | % | n | % | n | % |
| 1 | g | t | 48 | 26,7 | 18 | 10,0 | 40 | 22,2 |
| 2 | g | r | 100 | 55,6 | 103 | 57,2 | 94 | 52,2 |
| 3 | g | f | 6 | 3,3 | 3 | 1,7 | 41 | 22,8 |
| 4 | k | t | 0 | — | 0 | — | 0 | — |
| 5 | k | r | 0 | — | 3 | 1,7 | 0 | — |
| 6 | k | f | 0 | — | 0 | — | 0 | — |
| 7 | r | t | 7 | 3,9 | 21 | 11,6 | 1 | 0,6 |
| 8 | r | r | 16 | 8,9 | 27 | 15,0 | 2 | 1,1 |
| 9 | r | f | 3 | 1,6 | 5 | 2,8 | 2 | 1,1 |

Sicherheit des Erkennens von Durchmesser und Tiefe der Höhlungen in den Versuchsblöcken. Es wurden jeweils 180 Versuche durchgeführt. Es bedeuten: n die Zahl der Versuche mit ihrem prozentualen Anteil, D die Art der Schätzung des Durchmessers und T die der Tiefe. r bedeutet, daß die Schätzung richtig erfolgte, g daß eine Überschätzung, k daß eine Unterschätzung statthatte, t daß die Höhe der Zylinder für tiefer, f daß sie für flacher gehalten wurde.

Alles in allem kommen wir zu dem Ergebnis, daß Ausschnitte, Figuren und Höhlungen, die ausschließlich unter Vermittlung der Zunge betastet werden, in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle in ihrer Größe eine *Überschätzung* erfahren. Wenn bei den Vorversuchen, bei denen platte Gegenstände in die Mundhöhle eingeführt wurden, schwankende Ergebnisse zu verzeichnen waren, so ist dies wohl in erster Linie darauf zurückzuführen, daß an der Beurteilung nicht ausschließlich die Sinnesempfänger in der Zunge, sondern auch die an anderen Stellen der Mundhöhle beteiligt waren. Es kann dann geschehen, daß der Eindruck, der durch die Zunge vermittelt wird, eine „Verwischung“ durch die anderen Sinneswerkzeuge in der Mundhöhle erfährt. Nur so läßt es sich erklären, daß es Vpn. gibt, die in ihrem Verhalten aus dem Rahmen der übrigen Vpn. herausfallen.

Die Tatsache, daß es zu einer Überschätzung von Gegenständen bei Betätigung der Zunge kommt, ist von nicht geringem Interesse. Welchen Vorteil dies bietet, läßt sich zur Zeit noch nicht sagen. Er mag darin beruhen, daß in die Mundhöhle eingeführte Gegenstände, wie z. B. Speisen, sehr viel sicherer in Bezug auf die Größe des Kornes, in Bezug auf die Größe der Faser beurteilt werden. Hier gehen der haptische und der optische Eindruck sehr stark auseinander. Eine Kontrolle ist ja nur dort möglich, wo sich unmittelbar ein Vergleich anstellen läßt. Wenn wir also z. B. mit Hilfe unserer Fingerspitzen einen Gegenstand betasten, so können wir uns entweder sofort oder nachträglich durch den Anblick davon überzeugen, ob das „Ergebnis“ des Betastens stimmt. Für gewöhnlich ist dies der Fall, weil wir einen solchen Vergleich ständig mit Leichtigkeit durchführen können und weil wir uns im übrigen vorzugsweise auf die Beurteilung durch das Auge verlassen, dem ja mit der Zeit im Laufe des Lebens eine unbedingte Superiorität zukommt. In der Mundhöhle dagegen sind ganz andere Verhältnisse gegeben. Da sehen wir die Gegenstände nach Einführen nicht mehr. Wir können uns also nur noch an ihre Größe und Struktur erinnern, wie sie uns vor Einführen in die Mundhöhle durch die Augen erschienen. Merkwürdiger Weise wirkt sich dieser optische Eindruck nach Einführen des Gegenstandes in die Mundhöhle noch weiter aus, daß es uns für gewöhnlich gar nicht weiter auffällt, daß der haptische Eindruck (bedingt durch die Betätigung der Zunge) mit dem optischen gar nicht übereinstimmt. Wir können uns aber von der Tatsache der sogenannten *Lupenwirkung* der Zunge mit Leichtigkeit überzeugen, wenn wir z. B. eine Kirsche in den Mund nehmen und diese in Form und Größe durch die Sinnesempfänger der Zunge beurteilen lassen. Sie erscheint uns dann zweifellos größer als die anderen Kirschen, die z. B. vor uns auf dem Teller liegen.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, welches Ausmaß die Überschätzung erreicht. Dazu braucht man ja nur den Flächeninhalt des optisch aufgezeigten Gegenstandes zu demjenigen in Beziehung zu setzen, der der haptischen Beurteilung unterlag. Die Werte schwanken etwas. Sie sind im allgemeinen von der wirklichen Größe des Ausschnittes bzw. der Figur bzw. der Höhlung abhängig. Je größer diese sind, umso geringer ist das

Ausmaß der Überschätzung. Es pendelt nach den bisherigen Erfahrungen zwischen 1,5 und 3,0. Wollte man die Überschätzung in linearem Maß beurteilen, so müßte man am besten mit Quadraten arbeiten und aus den gewonnenen Zahlenwerten die Wurzel ziehen. Soweit es sich bis jetzt sagen läßt, wäre linear ausgedrückt die „Lupenvergrößerung“ der Zunge im Durchschnitt gleich 1,6.

Kehren wir nunmehr zu der anfänglich besprochenen Erscheinung zurück, darnach die scheinbare Größe von Gegenständen der Außenwelt von der Anordnung, besser der Dichte der Sinnesempfänger in der Haut bzw. den Schleimhäuten abhängt! Je größer diese ist, umso größer erscheint

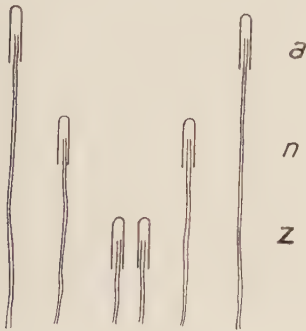


Abb. 1

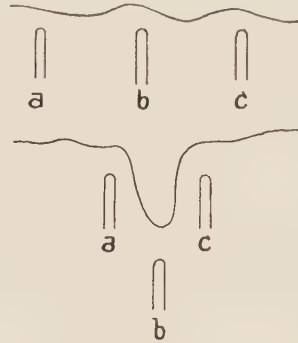


Abb. 2

Abb. 1. Anordnung der Sinnesempfänger in der Haut, die zur Aufnahme von Größenverhältnissen dienen, schematisch gezeichnet. Es bedeuten: n die Anordnung der Sinnesempfänger, wenn sich die Haut in Normallage befindet. Mit Hilfe dieser beiden Sinnesempfänger ist man bei der gegebenen Lagerung im Stande, die beiden durch sie vermittelten Druckempfindungen voneinander zu unterscheiden. a) man hat die beiden Empfänger auf künstlichem Wege sehr stark auseinander gebracht, z) man hat sie auf künstlichem Wege sehr stark einander genähert. Im ersten Falle (a) werden die Raumschwellen größer, im zweiten Falle (z) werden sie kleiner, obgleich in allen Fällen dieselben Sinnesempfänger in Frage kommen.

Abb. 2. Schematische Darstellung von drei Drucksinnesempfängern in der Haut. Mit den beiden äußeren (a, c; oberer Anteil der Zeichnung) ist man in der Lage zwei Gegenstände getrennt wahrzunehmen (normale Raumschwellen). Faltet man nun die Haut, wie das im unteren Teil der Zeichnung geschehen ist, so werden die beiden Drucksinnesempfänger (a, c) einander genähert. Die Raumschwelle wird jetzt künstlich verkleinert.

uns ein und derselbe Gegenstand. Es lehrt dies die einfache Erfahrung, daß ein Holzstab der Länge von 5 cm, geprüft mittels der Haut der Hohlhand bzw. des Handrückens viel größer erscheint als geprüft mittels der Haut auf dem Rücken. Wie liegen nun die Dinge auf der Zunge? Durch Muskelzug läßt sich hier die Entfernung der Sinnesempfänger verändern. Es kann ja die Zunge sehr spitz, aber auch sehr breit gemacht werden. Im ersten Falle kommt es zu einer Annäherung, im zweiten zu einer Entfernung der gleichen Sinnesempfänger, ohne daß dadurch das nervöse System, das zur Aufnahme da ist und das mit den Sinnesempfängern gekoppelt ist, eine Veränderung erfährt (s. Abb. 1).

Je näher sich die Sinnesempfänger befinden (spitze Zunge) umso größer wird das „Auflösungsvermögen“ der Zunge sein. Jetzt können zwei Gegenstände der Außenwelt noch voneinander sinnlich getrennt werden, die

sich objektiv in einer solchen Entfernung voneinander befinden, in der sonst eine Scheidung nicht mehr gelingt. Umgekehrt, wenn dieselben Sinnesempfänger sehr weit von einander abstehen (breite Zunge), umso geringer wird das Auflösungsvermögen der Zunge sein. Jetzt können zwei kleine Gegenstände erst dann von einander geschieden werden, wenn ihre Entfernung größer ist als in der Norm. Darnach ist das Auflösungsvermögen der Zunge, besonders der Zungenspitze, als wechselnd anzusehen.

Es würde sich so in einem gewissen Umfange der Unterschied erklären, der sich bei der Beurteilung von Gegenständen, die in die Mundhöhle eingeführt wurden, durch verschiedene Personen ergeben hat. Streicht man mit der Zunge über sie hinweg, so ist sie gleichzeitig breit. Die Sinnesempfänger sind also weiter von einander entfernt als in der Norm. Fährt man über den Gegenstand, vor allem dessen Rand, mit der Zungenspitze hinweg, so liegen die Sinnesempfänger einander näher als gewöhnlich. Es muß also im ersten Falle eine Unterschätzung, im zweiten eine Überschätzung der Größe der eingeführten Gegenstände zustande kommen. Wie weit in dieses Geschehen die Kraftsinnesempfänger in den Muskeln der Zunge hineinspielen, läßt sich z. Zt. noch nicht übersehen; jedenfalls sind auf der Zunge ganz andere Bedingungen und Möglichkeiten für die Unterscheidung von Gegenständen der Außenwelt gegeben als auf allen anderen Stellen der Haut.

Eine Nachahmung der auf der Zunge gegebenen Verhältnisse ist auf der Haut möglich, wenn man diese in Falten legt (s. Abb. 2). Unter solchen Bedingungen gelingt es mittels des Handrückens zwei Gegenstände von einander zu scheiden, die sich in einer Entfernung von nur 0,2 cm von einander befinden. Für gewöhnlich ist dies nicht durchführbar, denn die Raumschwelle in dieser Körpergegend beträgt zumeist etwa 3 cm. Wenn man aber nach Faltung der Haut die Aufnahme durch zwei Sinnespunkte herbeiführt, die in Normallage soweit von einander abliegen, daß deren Entfernung den üblichen Schwellen entspricht, so gelingt die sinnliche Trennung von Raumpunkten in 0,2 cm Distanz ohne alle Schwierigkeit. Es handelt sich in diesem Falle um eine Art von Gegenstück zur Vergrößerung der Augen- bzw. Ohrendistanz, durch die man zu einer besseren Beurteilung räumlicher Verhältnisse gelangt. Man muß allerdings in diesem Falle von einer *V e r k l e i n e r u n g* der üblichen Tastdistanz auf der Haut sprechen, die uns das Unterscheiden zweier Punkte der Außenwelt ermöglicht, die sich sonst sinnlich nicht trennen lassen.

Zusammenfassung

Es sollte untersucht werden, worauf die Überschätzung von Exkavationen beruht, die in Zähnen zur Beseitigung von Kariesschäden ausgebohrt werden. Die Prüfung erfolgte in der Weise, daß man mit Hilfe der Sinnesempfänger (Druck- und Kraftsinn) in der Zunge Ausschnitte sowie Gegenstände verschiedener Form und Größe, endlich Höhlungen verschiedenen Durchmessers und verschiedener Tiefe beurteilen ließ. Dabei hat es sich in haptisch-optischen Vergleichen gezeigt, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Überschätzung statthabte. Es ergibt sich dies, wenn man die betreffenden Gegenstände,

die durch die Zunge, also haptisch, beurteilt wurden, zu entsprechenden Modellen in Beziehung setzt, die optisch dargeboten werden. Das Ausmaß der Überschätzung entspricht linear etwa 1,6. Man kann also von einer „Lupenwirkung“ der Zunge sprechen. So erklärt es sich, daß im allgemeinen Höhlungen, die in Zähnen gesetzt und mit Hilfe der Zunge beurteilt werden, eine erhebliche Überschätzung erfahren.

Wenn sich bei Einführung von Gegenständen in die Mundhöhle bei verschiedenen Vpn. Abweichungen von dieser Regel ergeben, so ist dies offenbar darauf zurückzuführen, daß die übrigen Sinnesempfänger in der Mundhöhle (außer denjenigen, die sich in der Zunge befinden) eine andere Beurteilung herbeiführen.

Summary

The ability of the sensory organs of the tongue to recognize the shape and the size has been investigated. By comparison between the optical and the tactile sensations it has been shown that in the predominating majority of experiments the size is overrated. Under those conditions the author speaks of a "magnifying glass effect" of the tongue.

Résumé

On a étudié les évaluations de forme et de grandeur par l'intermédiaire des récepteurs de sensations de la langue, le sujet n'ayant pas d'autres moyens de connaissance. Les comparaisons entre les sensations tactiles et optiques ont prouvé que dans la grande majorité des cas les évaluations étaient exagérées. Dans ces conditions on peut parler d'un «effet de loupe» en ce qui concerne la langue.

Schrifttum

1 Die Versuche wurden von meinem Schüler W. Antrick sehr sorgfältig durchgeführt, der darüber in seiner Med. Inaug. Diss. „Die Begutachtung der Größe und Form von Gegenständen“, Berlin 1955, berichtet — 2 Weber, E. H., Der Tastsinn und das Gemeingefühl; Wagners Handbuch d. Physiol. 3, II 1846, S. 481 — 3 Vgl. hier die Angaben auf Seite 607 der Abhandlung von H. Rein u. H. Strughold., Die Simultanschwellen der Kaltempfindung; Zschr. Biol. 87 (1928): 599 — 4 Skramlik, E. v., Dtsch. Stomat. 1952, 11: 326 — 5 ders., ebda. 1935, 3: 65 — 6 ders., Psychophysiologie der Tastsinne; Leipzig 1937; S. 598 ff. — 7 ders., Zschr. Biol. 1955 im Druck — 8 Klingelhage, H., Zschr. Sinnesphysiol. 64 (1933): 192 — 9 Skramlik, E. v., Industrielle Psychotechnik 14 (1937): 214 — 10 ders., Zschr. Biol. 1957 im Druck — 11 Brückner, Ch., Die scheinbaren Winkel, die die Gliedmaßenanteile bei Drehungen im Gelenk einschließen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1954 — 12 Hartmann, H.-U., Lagetäuschungen bei Bewegung von Gliedmaßenanteilen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1955 — 13 König, G., Entfernungstäuschungen bei Bewegung von Gliedmaßenanteilen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1953 — 14 Sitzlack, G., Über die mathematischen Unterlagen für die haptischen Scheinbewegungen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1955

*Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin
(em. Direktor: Prof. Dr. E. v. Skramlik)*

Sind haptisch-optische Vergleiche zulässig?

Von E. v. Skramlik

Eingegangen am 12. März 1956

I.

Nach den Darlegungen von *v. Kries*¹ sind unsere Raumvorstellungen doppelt fundiert, einmal optisch, das andere Mal haptisch, wobei an dem letzteren Geschehen zwei Sinneswerkzeuge beteiligt sind, der *Druck-sinn* auf der einen, der *Kraftsinn* auf der anderen Seite. Diese beiden Räume — der Sehraum bzw. der haptische oder Tastraum — fallen nicht zusammen. Man kann sie sich in gewisser Weise ineinander geschachtelt vorstellen². Es wäre aber vollkommen verfehlt zu glauben, daß sie sich vollständig miteinander decken. Das würde ja zur Voraussetzung haben, daß jeder haptisch aufgenommene Raumpunkt optisch an die gleiche Stelle verlegt wird bzw. umgekehrt, daß sich jeder optisch aufgenommene Raumpunkt haptisch an der gleichen Stelle befindet.

Vielfach sind wir nun genötigt, Vergleiche anzustellen zwischen haptisch aufgenommenen Anteilen des uns umgebenden Raumes und optischen und umgekehrt zwischen optischen und haptischen. Wir geraten in einem solchen Falle unter Umständen in nicht geringe Schwierigkeiten. Was uns von vornherein bekannt ist und feststeht, ist gewissermaßen (unter bestimmten Bedingungen der Lagerung des menschlichen Körpers) derjenige Anteil des Raumes, der optisch bzw. haptisch zur Verfügung steht. Diesen können wir nach objektiven Verfahrensweisen einer Bestimmung zuführen und zwar am besten an Hand der drei Raumkoordinaten, der frontalhorizontalen, sagittalhorizontalen und der vertikalen. Die erste wird als *x*-, die zweite als *y*- und die dritte als *z*-Koordinate bezeichnet. Im Laufe unserer Entwicklung lernen wir es, uns in unserer Umwelt zu orientieren, allerdings zuerst vornehmlich auf optischem Wege. Durch die ständige Kontrolle der Bewegungen und Stellung unserer Gliedmaßenanteile durch das Auge bilden sich aber Beziehungen zwischen Auge und Hand aus, die zuletzt zu einer unbewußten Leitung der Hände führen. Im großen ganzen erfolgt dann das Greifen nach irgendeinem Gegenstand nach erlangter Übung sozusagen automatisch ohne große Beanspruchung des Gesichtssinnes. Wie in unserem Innern die Raumanteile gewisser-

maßen abgebildet sind und wie wir uns diese Abbildung vorzustellen haben, entzieht sich vorerst weitgehend unserer Einsicht. Da im wissenschaftlichen Schrifttum die haptisch-optischen Beziehungen nur wenig Beachtung gefunden haben, also eine untergeordnete Rolle spielen, so habe ich es mir zur Aufgabe gemacht, die bisher vorliegenden Ergebnisse zusammenzufassen und dabei in erster Linie zu prüfen, ob und unter welchen Bedingungen ein haptisch-optischer Vergleich durchführbar und statthaft ist.

II.

Bei der Beantwortung des aufgeworfenen Problems ergeben sich in erster Linie dadurch Schwierigkeiten, daß die Schaffung von Beziehungen zwischen einem Netzhautbild und dem Bild, das wir uns von einem Gegenstand der Umwelt dadurch machen, daß wir ihn betasten, in Frage kommt. Beim Auge spielt aber für die Größe des Bildes der Akkomodationsgrad eine ausschlaggebende Rolle. Dieselbe Strecke erscheint ja dem Auge um so kürzer, je weiter weg sie sich von dem aufnehmenden Organ befindet. Es wird also aller Wahrscheinlichkeit nach ein Vergleich des haptisch aufgenommenen Gegenstandes mit einem optisch aufzunehmenden offenbar nur unter ganz bestimmten Bedingungen möglich sein. Das Unternehmen läuft ja darauf hinaus, die haptisch aufgenommene Größe zu der optisch aufgezeigten in Beziehung zu setzen oder umgekehrt die optisch aufgenommene zu der haptisch aufgezeigten. Wie aber soll diese Beziehung zustandekommen, wenn bei der gleichen objektiven Größe des Gegenstandes das Bild wechselt, je nachdem derselbe Gegenstand fern oder nah vom Auge gelagert ist? Im übrigen spielt es auch eine Rolle, daß der Tastraum begrenzt ist, soweit man ihn mit den Gliedmaßen „abzufahren“ vermag, während sich der Sehraum durch die unendliche Ausdehnung auszeichnet.

Diese Erwägungen lehren es unzweideutig, daß haptisch-optische Vergleiche für den Fall, daß die Aufnahme oder das Aufzeigen haptisch vor sich gehen soll, nur in einem verhältnismäßig begrenzten Raum vor sich gehen können. Es ist derjenige, in dem wir unsere Arme bzw. Hände unmittelbar zu betätigen in der Lage sind. Wir können ihm einen Durchmesser von etwa 2 m zusprechen, wobei sich der Mittelpunkt für die entsprechenden Kreise in der Halbierungslinie der Schulterquerverbindung befindet.

Bevor wir die Möglichkeiten eines haptisch-optischen bzw. optisch-haptischen Vergleiches auseinandersetzen, müssen wir uns darüber klar werden, in welcher Weise haptisch aufgenommene Raumpunkte bzw. Strecken haptisch wieder aufgezeigt bzw. eingestellt werden. Die erste Aufgabe hat seinerzeit mein Schüler *Klingelhage*³ bearbeitet, wobei einige Gruppen von Versuchen durchgeführt und die Raumpunkte an Hand ihrer drei Koordinaten bestimmt wurden. Jetzt interessiert nur der Fall, daß die Raumpunkte mit derselben Hand aufgezeigt werden sollen, mit der das Betasten statthatte. Es ergeben sich beim Aufzeigen eigenartige Fehler, die nach Art und Größe schwanken. Im allgemeinen

werden haptisch aufgenommene Raumpunkte vom Körper zu weit nach seitlich und gleichzeitig zu weit vorn verlagert aufgezeigt. Es macht sich also hier ein eigenartiger primitiver Streck- und Abduktionsmechanismus bemerkbar wie wir ihn bei Kleinhirnverletzungen beobachten. Die Größe der Abweichungen schwankt individuell. Die Fehler sind am geringsten für die x- und y-Koordinate. Für den Fall der Lagerung des Raumpunktes in einer durch das Schultergelenk gelegten *Sagittalebene* sind sie in Bezug auf die x-Koordinate am allergeringsten. Liegen die Raumpunkte dagegen in einer durch das Schultergelenk gelegten *Frontalebene*, so sind die Abweichungen in der y-Koordinate am allergeringsten. Die größten Fehler ergeben sich unter allen Umständen in Bezug auf die z-Koordinate. Je höher der Raumpunkt liegt, um so kleiner sind diese Fehler. Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Raumpunkte, welche in der *Medianebene* liegen. Auch hier erfolgt das Aufzeigen zu weit vom Körper. Sie werden aber — ein Ausdruck für den vorhin erwähnten primitiven Streckmechanismus — bei Verwendung der rechten Hand ausnahmslos in den linken, bei Verwendung der linken Hand in den rechten Tastbereich verlegt, jeweils aber objektiv zu weit weg vom Körper.

Wir müssen uns darüber vollständig im Klaren sein, daß es sich bei dieser Art von Versuch im wesentlichen um die Prüfung einer Gedächtnisleistung handelt, indem der Arm genauso eingestellt werden soll, wie er zur Aufnahme Verwendung fand. Bei dieser Gelegenheit muß auch der Versuche von Stock⁴ gedacht werden. Hier lief die Aufgabe unter anderem darauf hinaus, zu einem haptisch mit der einen Hand aufgenommenen Raumpunkt einen zweiten haptisch im Tastbereich der entgegengesetzten Körperseite aufzuzeigen, der sich in gleicher Höhe und gleicher Entfernung von der Medianebene befand. Es kam also im wesentlichen die symmetrisch haptische Einstellung der beiden Hände in Bezug auf die Medianebene des Körpers in Betracht. Hier hat es sich gezeigt, daß die Fehler beim symmetrischen Aufzeigen in der x-Koordinate bei allen jenen Raumpunkten recht groß waren, welche in einer durch das Schultergelenk gelegten *Sagittalebene* gelegen waren. Die Fehler in der y-Koordinate waren dagegen am größten, wenn sich die betreffenden Raumpunkte in einer durch das Schultergelenk gelegten *Frontalebene* befanden. Überraschend genau erfolgen die Einstellungen der beiden Hände bzw. Arme in der z-Koordinate. Hier sind die Fehler sehr klein gewesen.

In diese Gruppe von Versuchen gehören auch diejenigen, die seinerzeit auf meine Anregung hin Heuer⁵ unternommen hat. Hier hat es sich darum gehandelt, zu prüfen, mit welcher Sicherheit eine Einstellung auf gleich weit und gleich hoch zustandekommt. Dabei fand einmal ein Vergleich zwischen den Fingern der rechten und linken Hand statt, indem die Finger der einen Hand an der gleichen Stelle verblieben, während die der anderen eine Verschiebung mitmachten. Bei einem solchen Vergleich werden z. T. ganz erstaunlich geringe Fehler begangen, die um $\pm 0,6$ cm schwanken. In derselben Größenordnung bewegen sie sich, wenn zur Feststellung zwei Finger entweder der rechten oder der linken Hand verwendet wur-

den. Die Fehler werden aber noch geringer, wenn die Prüfung mit Hilfe eines Fingers einer Hand vor sich geht (Fehler um $\pm 0,3$ cm), freilich dürfen dann die beiden Taststellen nicht weit voneinander abliegen.

Man kann, wie die Versuche von Gräf⁶ gelehrt haben, auch haptisch symmetrische Einstellungen zu Strecken vornehmen, von denen sich die eine im linken, die andere im rechten Tastbereich befindet. Ihre Lagerung war verschieden, sie verliefen frontal- bzw. sagittalhorizontal bzw. vertikal. Diese Aufgabe zu lösen stößt schon auf sehr viel größere Schwierigkeiten als wenn es sich bloß darum handelt, haptisch aufgenommene Raumpunkte haptisch wieder aufzuzeigen. Unabhängig von ihrem Verlauf im Raume werden körpernahe Strecken in der Regel objektiv zu weit weg vom Körper, körperferne Strecken zu nah an den Körper verlegt. Auch die Länge der Strecken wird im allgemeinen nicht richtig getroffen. Die kurzen Strecken werden zumeist über-, die langen zumeist unterschätzt.

Hier ist auch der Versuche von Faltin⁷ zu gedenken, der darauf ausgegangen ist die Sicherheit zu prüfen, mit der auf haptischem Wege zu Strecken, die verschieden im Raume angeordnet sind, Vergleichsstrecken eingestellt werden. Die Versuche wurden in der Horizontal-, Frontal- und Sagittalebene durchgeführt. Im ersten Falle wiesen die beiden Strecken einen frontalhorizontalen, im zweiten Fall einen vertikalen und im dritten einen sagittalhorizontalen Verlauf auf. Ihre Länge schwankte zwischen 10 und 80 cm. In der Horizontalebene bewegte sich die Entfernung der beiden Strecken voneinander zwischen 10 und 40 cm. Dabei war die eine dem Körper nah, die andere dem Körper fern. In der Frontal- und Sagittalebene betrug die Entfernung der beiden Strecken 10 bzw. 20 bzw. 40 cm.

Bei diesen Versuchen hat es sich gezeigt, daß die Einstellung der Vergleichsstrecke mit einer nicht unbeträchtlichen Sicherheit vor sich ging, und zwar auch dann, wenn die Vpn. mit Nachdruck darauf hingewiesen wurden, durch entsprechende Greifbewegungen die betreffende Strecke stets von neuem einzustellen und nicht etwa durch Parallelbewegungen der Arme eine Übertragung der dargebotenen Grundstrecke im geometrischen Sinne vorzunehmen. Wie sicher gearbeitet wird, geht aus der Ermittlung der Beziehung Vergleichsstrecke : Grundstrecke hervor. Man gewinnt auf diese Weise Faktoren f , die beim Arbeiten in der Horizontalebene meist etwas größer sind als 1. Sie pendeln zwischen 1,01 und 1,10, woraus hervorgeht, daß Fehler zwischen 1 und 10 % begangen werden. In der Frontalebene erfolgen die Einstellungen sehr viel sicherer, demgemäß bewegt sich der Faktor f um 1 und zwar mit einer außerordentlich geringen Streuung. Beim Arbeiten in der Sagittalebene sind diese Faktoren meist kleiner als 1. Die Fehler sowie deren Streuung hängen eben in großem Maße von der Art der Bewegung ab, die die beiden Arme bei derartigen Versuchen durchzuführen haben.

Welche Sicherheit wir uns im Laufe des Lebens in der Betätigung der Arme aneignen, geht auch aus den Versuchen von K. Raschke⁸ hervor. Es sollte zu einer bestimmten Einstellung eines um einen Mittelpunkt drehbaren Zeigers auf haptischem Wege ein anderer gleichartig gebauter Zeiger so eingestellt werden, daß die beiden parallel zu ver-

laufen schienen. Die Aufnahme des vom VI. eingestellten Zeigers konnte einmal mit der linken, das andere Mal mit der rechten Hand erfolgen. Die Paralleleinstellung geschah dann einmal mit der rechten, das andere Mal mit der linken Hand. Auch in diesem Falle wurde in verschiedenen Ebenen gearbeitet, in der Horizontal-, Frontal- und Sagittalebene.

Bei diesen Versuchen hat es sich ergeben, daß die Paralleleinstellungen in der Horizontalebene mit der geringsten, in der Sagittalebene mit der größten Sicherheit vorgenommen werden. Die Fehler betrugen in der Horizontalebene im Durchschnitt $\pm 10^\circ$, in der Sagittalebene im Durchschnitt $\pm 4^\circ$. In der Frontalebene reihten sich diese Fehler mit $\pm 7^\circ$ zwischen die erst- und zweitgenannten ein. Daß ein Unterschied beim Arbeiten der Hände in der Horizontal- gegenüber der Sagittalebene besteht, geht auch daraus hervor, daß die meisten objektiv richtigen Paralleleinstellungen in der Sagittalebene, die wenigsten in der Horizontalebene erfolgten. Freilich war die Zahl der objektiv richtigen Einstellungen im besten Falle nur bis zu einem Viertel sämtlicher Versuche zu verzeichnen. Ein Unterschied in der Leistungsfähigkeit der rechten gegenüber der linken Hand ließ sich nicht feststellen.

Wir können aus all diesen Versuchen entnehmen, daß man im haptischen Raum zu arbeiten vermag, daß allerdings dieses haptische Arbeiten in mancher Beziehung eine gewisse Behinderung erfährt und nicht immer objektiv richtig durchgeführt wird. Wenn dies aber überhaupt möglich ist, so beruht es vorzugsweise darauf, daß wir auch nach Ausschaltung der Augen immer noch die Dinge vor uns zu sehen glauben. Die optischen Vorstellungen von unserem Raum sind außerordentlich fest verankert, daß sie auch dann weiter bestehen, wenn man die Augen geschlossen hält. Das „innere“ Auge überwacht das ganze Geschehen ständig. Damit steht es völlig in Einklang, daß wir sogar bei geschlossenen Augen Stäbe in den drei Hauptrichtungen des Raumes mit recht beträchtlicher Sicherheit einzustellen vermögen (vgl. *Schiecke* ⁹).

Wir haben jetzt die Unterlagen in Bezug auf das Arbeiten im haptischen Raum bei Ausschluß des Gesichtssinnes geschaffen und können nunmehr an die Beantwortung der Frage herangehen, wie weit haptisch-optische bzw. optisch-haptische Vergleiche möglich sind. Einen Anfang auf diesem Gebiet stellen die Untersuchungen meines Schülers *Jaacksch* ¹⁰ dar. Man kann ja einen Raumpunkt haptisch aufnehmen und das Aufzeigen durch Eingreifen des Gesichtssinnes herbeiführen. Es läßt sich aber auch umgekehrt die Aufnahme eines Raumpunktes optisch bewerkstelligen, wobei die Aufgabe dann darin besteht, ihn haptisch aufzuzeigen. Bei solchen Versuchen hat sich eine sehr starke Irreziprozität ergeben. Der erste Vorgang ist mit einer recht beträchtlichen Unsicherheit behaftet. Innerhalb der Medianebene und deren nächster Umgebung sind die Abweichungen beim optischen Aufzeigen noch nicht sehr groß. Handelt es sich aber um Raumpunkte, die in den seitlichen Anteilen des Tastraumes liegen, so ist das optische Aufzeigen mit einer beträchtlichen Unsicherheit verbunden. Bei diesen Verfahren ergeben sich Fehler, die erheblich größer sind als dies bei den Versuchen von *Klingelhage* der Fall war. Sie er-

weisen sich aber als geringer, wenn es sich darum handelt, einen optisch aufgenommenen Raumpunkt haptisch aufzuzeigen. Man kann also unter diesen Bedingungen von einer Möglichkeit des Vergleichs zwischen haptisch aufgenommenen Raumanteilen sprechen, die optisch aufzuzeigen sind bzw. umgekehrt zwischen optisch aufgenommenen Raumanteilen, die haptisch einzustellen sind. Doch ist der erste Vorgang mit sehr viel größeren Schwierigkeiten und Fehlern verbunden als der zweite.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, worauf diese Irreziprozität beruht. Hier ist vor allem daran zu denken, daß wir uns im umgebenden Raum doch vorzugsweise optisch orientieren. Wir verfolgen und überwachen ständig die Bewegungen und Einstellungen unserer Arme bzw. deren einzelner Anteile mittels der Augen. Unter diesen Bedingungen kann man es verstehen, daß sich große Schwierigkeiten einstellen, einen bei Ausschaltung der Augen haptisch aufgenommenen Raumpunkt in dem uns umgebenden Raum optisch unterzubringen. Das umgekehrte Geschehen braucht keine besonderen Schwierigkeiten zu bereiten, denn wir behalten einen Eindruck von der Lagerung des betreffenden Raumpunktes und brauchen sozusagen nur danach zu greifen. Es arbeitet also zuerst das Auge und im Anschluß daran der Drucksinn in Zusammenarbeit mit dem Kraftsinn.

Wie liegen nun die Dinge, wenn es sich darum handelt, Strecken im Raume untereinander in ihrer Länge zu vergleichen, wenn die eine haptisch aufgenommen und optisch aufgezeigt, umgekehrt wenn sie optisch aufgenommen und haptisch aufgezeigt werden soll? In diesem Falle wird man die Strecken am besten in einer Frontalebene anordnen, entweder in der gleichen oder in zwei parallelen, die voneinander nicht zu weit abstehen. Eine Anordnung der Strecken in der Horizontalebene wird gewisse Schwierigkeiten verursachen, weil die perspektivische Verkürzung unangenehm ins Spiel tritt. Freilich kommt es hier zur Hilfe, daß diese perspektivische Verkürzung sich nicht nur beim Auge bemerkbar macht, sondern auch bei einem haptischen Vergleich insofern, als zwei Strecken, von denen die eine körpernah, die andere körperfern ist, haptisch in ihrer Länge nur dann gleich erscheinen, wenn die körperferne Strecke objektiv länger ist (vgl. Heym¹¹)*. In der Sagittalebene dürfen die Strecken nicht angeordnet werden, weil sich hier von seiten des Auges die größten Schwierigkeiten ergeben. Die Versuche von König¹² haben beim Arbeiten in einer Horizontalebene gelehrt, daß nach haptischer Aufnahme ein optisches Aufzeigen gelingt, und zwar mit einer recht beträchtlichen Sicherheit. Der Fehler übersteigt im allgemeinen 2 % nicht. Diese Tatsache ist umso mehr hervorzuheben, als sich in den Versuchen von König die haptisch aufgenommene Strecke

* Der Vollständigkeit halber soll darauf hingewiesen sein, daß Faltin unter etwas anderen Bedingungen gearbeitet hat als Heym. In Faltins Versuchen konnte sich der Einfluß der perspektivischen Verkürzung beim Arbeiten in der Horizontalebene lang nicht so stark bemerkbar machen wie bei Heyms Untersuchungen. Die Entfernung der beiden Strecken vom Körper war sehr viel geringer als bei der Versuchsanordnung von Heym.

in Nabelhöhe 20 cm vom Körper befand, während die optisch aufgezeigte Strecke in einer Entfernung von 80 cm von den Augen begutachtet wurde. Da aber bei diesen Versuchen das sogenannte „innere Auge“ von entscheidender Bedeutung ist, so muß darauf hingewiesen werden, daß die Entfernung der beiden Strecken vom Auge, von denen die eine haptisch aufzunehmen, die andere optisch einzustellen war, im großen ganzen übereinstimmte. Jedenfalls fand in diesem Fall der Versuch noch immer im Rahmen jenes engen Raumausschnittes statt, in dem sich die Arme für gewöhnlich betätigen.

In diesem Falle wurden die Strecken haptisch aufgenommen und optisch aufgezeigt. Man kann auch umgekehrt vorgehen. Bei gelegentlichen Versuchen hat es sich herausgestellt, daß dieses Verfahren unter den gleichen Bedingungen wie in den Versuchen von *König* zu ähnlichen Ergebnissen führt. Auch da erweisen sich die Fehler als verhältnismäßig gering. Sie übersteigen im allgemeinen 2 % nicht; sie sind zumeist viel geringer als bei haptischer Aufnahme und optischem Aufzeigen.

Man kann, genau so wie dies rein haptisch geschehen ist, auch so vorgehen, daß man Paralleleinstellungen vornehmen läßt, wobei in einem Fall die Aufnahme haptisch und das Aufzeigen optisch, im anderen Falle die Aufnahme optisch und das Aufzeigen haptisch vorzunehmen ist. Die erste Gattung von Versuchen hat unter meiner Leitung *Hartung*¹³ durchgeführt. Die haptische Aufnahme erfolgte mit den Fingerbeeren des dritten rechten bzw. linken Fingers. Die Stellung der Finger konnte sehr erheblich wechseln, da man ja die Hände in verschiedenen Anteilen des Tastraumes anzuordnen, ja sie zu überkreuzen vermag. Die Entfernung der beiden Taststellen betrug im allgemeinen 50 cm. Bei sämtlichen Arten von Versuchen hat es sich gezeigt, daß bei derartigen Paralleleinstellungen Fehler begangen werden. Diese stimmen im großen ganzen dem Vorzeichen nach überein, d. h. es erfolgt die Abweichung vorzugsweise in einem bestimmten Sinne. Für gewöhnlich bewegte sich der Wert der Abweichungen um etwa $\pm 3^\circ$. Es läßt sich indessen nicht leugnen, daß die Fehler, wenn auch selten, sehr viel höhere Werte erreichten, die bis an $\pm 15^\circ$ herankamen. Die allergeringsten Fehler werden begangen, wenn die haptischen Strecken objektiv frontal-horizontal bzw. vertikal gelagert sind.

Man kann auch umgekehrt vorgehen, indem man die Strecken optisch aufnimmt und haptisch aufzeigen läßt, wie dies *Hallermann*¹⁴ getan hat. Dabei wurde die gleiche Vorrichtung benützt, mit der auch *Hartung* gearbeitet hat. Unter diesen Bedingungen sind die Abweichungen von den richtigen Werten verhältnismäßig gering, sie bewegen sich wieder (wie bei den Versuchen von *Hartung*) um etwa $\pm 3^\circ$. Sie können jedoch gelegentlich recht hoch werden und sogar bis an $\pm 20^\circ$ herankommen. Die geringsten Fehler waren bei frontal-horizontaler bzw. vertikaler Lagerung der Strecken festzustellen; sie betrugen da zumeist nur $\pm 1^\circ$. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die objektive Frontalhorizontale bzw. Vertikale ganz besonders gut verankert sind. Wenn Paralleleinstellungen von Strecken unter den genannten Bedingungen mit einer nicht unbeträchtlichen Sicherheit vorgenommen werden, so ist dies wohl darauf zurückzu-

führen, daß in diesen Fällen der Akkomodationsgrad des Auges keine Rolle spielt. Ob sich die Strecke weiter weg vom Auge befindet oder ihnen näher gelegen ist, ändert doch an ihrer Einstellung zur objektiven Vertikalen oder Frontalhorizontalen, an der man sich für gewöhnlich orientiert, nichts.

Auf einen Punkt muß hier noch die Aufmerksamkeit gelenkt werden. Die angeführten Versuchsergebnisse gelten nämlich nur dann, wenn sich der Kopf in Normalhaltung befindet. Wird er aus dieser Lage herausgebracht, so liegen ganz andere Verhältnisse vor. Es werden dann unter Umständen ganz erstaunlich hohe Fehler begangen, was damit in Zusammenhang zu bringen ist, daß das gedachte Koordinatensystem des Kopfes gegenüber dem des Körpers eine Verstellung erfährt, wie dies aus den Versuchen von *Egert*¹⁵ und *John*¹⁶ ohne weiteres zu entnehmen ist, die die Fortsetzung meiner ursprünglichen Experimente¹⁷ darstellen.

III.

Kehren wir nunmehr zu der eingangs gestellten Frage zurück, ob und wie weit haptisch-optische Vergleiche zulässig und zuverlässig sind, so ist darauf zu erwidern, daß dies von einer Anzahl von Faktoren abhängt. Hier ist vor allem hervorzuheben, daß es doch einen wesentlichen Unterschied ausmacht, ob ich einen haptisch aufgenommenen Raumpunkt mit einem optisch aufgezeigten zu vergleichen habe oder umgekehrt einen optisch aufgenommenen mit einem haptisch dargebotenen. Im ersten Falle stößt ein solcher Vergleich vielfach auf nicht geringe Schwierigkeiten. Im zweiten ist er zumeist unschwer und objektiv recht sicher durchzuführen. Natürlich ist es dabei von entscheidender Bedeutung, daß derartige Vergleiche nur in demjenigen Anteil des umgebenden Raumes statthaben, in dem sich die beiden Räume, der haptische und der optische einigermaßen decken. Infolge der Begrenzung des haptischen Raumes durch die Länge der Arme kommt im besten Falle eine Arbeitsentfernung von 80 bis 100 cm vom Auge in Frage.

Das stellt natürlich nur einen kleinen Raumausschnitt dar. Aber auch in diesem liegen die Dinge nicht gleichartig. Besonders geeignet für solche Versuche ist derjenige Raumanteil, in dem wir unsere Hände in Zusammenarbeit ständig betätigen, also im sogenannten beidhändigen Tastraum. Dabei sind die rechts und links von der Medianebene gelagerten Anteile besonders bevorzugt, hauptsächlich beim Einhalten der sogenannten Leseentfernung. Je weiter wir aus diesem Bereich herauskommen, um so mehr wachsen die Schwierigkeiten für die Durchführung derartiger Vergleiche an. Dasselbe gilt für die seitlichen Anteile des Tastraumes, also diejenigen, die sich rechts oder links von der Medianebene des Körpers befinden. Eine besondere Bevorzugung weist derjenige Raumanteil auf, der sich 30—80 cm vom Auge befindet und dieses wie eine Art von Ring umgibt. Hier ergeben sich die geringsten Fehler, sowohl beim optischen Aufzeigen nach haptischer Aufnahme wie beim haptischen Aufzeigen nach optischer Aufnahme. Längenvergleiche sind am besten in

einer Frontalebene durchzuführen; in der Horizontalebene erfahren sie wegen der perspektivischen Verkürzung eine gewisse Beeinträchtigung, die sich sowohl bei optischer als auch haptischer Betätigung auswirkt. In der Sagittalebene sind solche Versuche mit Rücksicht auf die Einrichtung der Augen vielfach nicht durchzuführen.

Die Betätigung der Hände bei jeglicher Arbeit erfolgt, zumindest anfänglich, unter ständiger Kontrolle der Augen. Erst wenn sich durch zahllose „Versuche“ im täglichen Leben eine entsprechende Beziehung zwischen haptischer und optischer Leistung ergeben hat, rückt die Kontrolle durch das Auge mehr und mehr in den Hintergrund und wird zuletzt unter mannigfachen Bedingungen entbehrlich. Man greift, wie dies das Instrumentenspiel¹⁸, vielfach auch das Verhalten von Blinden lehrt, im umgebenden Raum recht sicher, auch dann, wenn die Augen ausgeschaltet sind. Man kann es im übrigen leicht beobachten, daß bei einem Normal-sinnigen nach erlangter Übung jegliches Hinschauen, also jegliche Kontrolle durch das Auge den Bewegungsvorgang ganz erheblich stört. Es begünstigt das haptische Geschehen nicht, behindert, ja hemmt es vielmehr in ganz ausgeprägter Weise.

Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß wir nach Ausschluß der Augen immer noch nicht etwa ganz hilflos sind, daß wir vielmehr ein innerliches Auge in Anspruch zu nehmen vermögen. Offenbar beruht dieses Geschehen darauf, daß sich bestimmte Beziehungen zwischen der Lagerung der Hände und der Augenstellung bzw. deren Akkomodationsgrad ergeben, die sich durch längere Übung gefestigt haben und durch die Erfahrung ständig bekräftigt werden. Diese Beziehungen sind dann nicht mehr ohne weiteres zu lösen. Daraus ergibt sich auch eine gewisse Art von Nachwirkung, indem sich der optische Eindruck eine Zeit lang auch nach Ausschaltung der Augen weiterhin geltend macht. Dieser wird von nicht geringer Bedeutung für den Fall der haptischen Betätigung sein, besonders wenn jemand erst nach Erreichen des 20. Lebensjahres erblindet. Vergleiche werden dann auf Grund des Eingreifens des inneren Auges eine Zeit lang in einem gewissen Umfang noch möglich sein. Freilich wird die Möglichkeit dazu mehr und mehr schwinden, bis zuletzt derartige Vergleiche nur auf haptischem Wege durchzuführen sind, indem nur noch eine haptische Aufnahme und ein haptisches Aufzeigen statthat. In dieser Lage befinden sich von vornherein die blind Geborenen.

Zusammenfassung

Es wurde einer Analyse unterzogen, ob und unter welchen Bedingungen haptisch-optische Vergleiche durchführbar sind. Dabei hat es sich gezeigt, daß das optische Aufzeigen haptisch aufgenommener Raumanteile auf größere Schwierigkeiten stößt als umgekehrt ein haptisches Aufzeigen nach optischer Aufnahme. Im allgemeinen können nicht nur Punkte auf diese Weise im umgebenden Raume eingegliedert werden, sondern auch Strecken. Ebenso ist es möglich, Paralleleinstellungen durchzuführen. Besonders bevorzugt für derartige Versuche ist der sogenannte beidhändige Tastraum, der auch beim Normalsinnigen unter der Kontrolle des „inneren Auges“ steht, wenn der Gesichtssinn zeitweise ausgeschaltet ist.

Summary

The conditions permitting a comparison between optical and tactile sensations have been analysed. The optical demonstration of impressions perceived by tactile sensations proved to be more difficult than the tactile demonstration of optical perceptions. In general not only points but also sections can be localized in the surrounding space. It is possible also to adjust things in a parallel position. For those experiments the space within the reach of both hands is preferred which is normally under the control of the "interior eye" if the visual sense is eliminated temporarily.

Résumé

On a cherché à établir par analyse si des comparaisons entre les sensations tactiles et optiques sont possibles et dans quelles conditions. On a pu ainsi constater que la représentation optique de positions dans l'espace reconnues d'une façon tactile est plus difficile qu'une représentation tactile après perception optique. En général, ce n'est pas seulement des points qu'on peut placer de cette manière dans l'espace, mais aussi des étendues en longueur. On peut aussi reconnaître des parallèles. Pour de telles expériences on préfère l'espace à portée des deux mains, qui est normalement sous le contrôle de «l'oeil intérieur» quand le sens de la vue est momentanément interrompu.

Schrifttum

1 Kries, J. v., Allgemeine Sinnesphysiologie, Leipzig 1923 — 2 Skramlik, E. v., Psychophysiologie der Tastsinne; Leipzig 1937, S. 598 ff. — 3 Klingelhage, H., Zschr. Sinnesphysiol. **64** (1933): 192 — 4 Stock, B., Zschr. Sinnesphysiol. **64** (1933): 229 — 5 Heuer, G., Über das haptische Gleich-hoch und Gleich-weit; Med. Inaug. Diss. Jena 1935 — 6 Gräf, A., Über die haptisch symmetrische Einstellung von Strecken; Zschr. Sinnesphysiol. **64** (1934): 283 — 7 Faltin, G., Über die haptische Beurteilung von Streckenlängen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1952 — 8 Raschke, K., Über den haptischen Parallelitätseindruck; Med. Inaug. Diss. Berlin 1952 — 9 Schiecke, A., Über die haptische Einstellung von Stäben nach bestimmter Richtung; Med. Inaug. Diss. Jena 1935 — 10 Jäcksch, W., Über die Zusammenarbeit von Auge und Hand; Med. Inaug. Diss. Jena 1935 — 11 Heym, H., Zschr. Sinnesphysiol. **64** (1934): 166 — 12 König, G., Entfernungstäuschungen bei Bewegung von Gliedmaßenanteilen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1953 — 13 Hartung, F., Die optische Beurteilung der Lage haptisch aufgenommener Strecken; Med. Inaug. Diss. Berlin 1951 — 14 Hallermann, J., Die haptische Beurteilung der Lage optisch aufgenommener Strecken; Med. Inaug. Diss. Berlin 1951 — 15 Egert, H., Über das Aufzeigen von haptisch aufgenommenen Raumpunkten nach veränderter Kopfhaltung; Med. Inaug. Diss. Jena 1935 — 16 John, O., Die haptische Erfassung der Raumrichtungen; Med. Inaug. Diss. Jena 1935 — 17 Skramlik, E. v., Lebensgewohnheiten als Grundlage von Sinnestäuschungen; Naturwiss. **13** (1925): 117 — 18 vgl. Skramlik, E. v., Das Fehlgreifen beim Klavierspiel; Musik im Unterricht **46** (1955): 19

Aus der Physiologischen Anstalt der Humboldt-Universität Berlin
 (Em. Direktor: Prof. Dr. E. v. Skramlik)

Die Grenzen der haptischen Leistungsfähigkeit

Von W. Kesten

Mit 2 Abbildungen

Eingegangen am 12. März 1956

Einleitung

Das Auflösungsvermögen unserer Sinneswerkzeuge — gemessen an der kleinsten Entfernung, in der sich 2 Reize an der peripheren Sinnesfläche auswirken müssen, damit sie noch getrennt wahrzunehmen sind — hängt von einer ganzen Anzahl von Faktoren ab. Von Bedeutung ist das Sinneswerkzeug¹⁻⁴, die Dichte seiner Empfänger, die Stelle ihrer Unterbringung auf oder im Körper, seine Vorbauten, die Art der einwirkenden Reize und endlich gegebenenfalls Hilfseinrichtungen, die zur Erweiterung unseres Sinne⁵ verwendet werden. Das Auflösungsvermögen des Gesichtssinnes ist ein anderes als das des Gehörs-, Geruchs- bzw. Drucksinnes. Die Dichte der Empfänger in der peripheren Sinnesfläche ist bei allen 3 erstgenannten Sinneswerkzeugen sehr groß und trotzdem ergeben sich in Bezug auf die Art dieser Leistungsfähigkeit zwischen ihnen recht beträchtliche Unterschiede. Das Auflösungsvermögen der Netzhaut geht sehr weit, beim Cortischen Organ ist es sehr gering, beim Geruchssinn geht es sogar auf Null herunter: Wir sind ja nicht einmal in der Lage, reine Geruchsreize in Bezug auf rechts und links voneinander zu sondern⁶.

Wie weit der Gesichtssinn dem Drucksinn in der genannten Beziehung überlegen ist, geht aus der einfachen Tatsache hervor, daß es an der Stelle des deutlichsten Sehens zur räumlichen Trennung von 2 Reizen ausreicht, wenn 2 Empfänger in einer Entfernung von etwa 0,004 mm getroffen werden. An der Zungenspitze bzw. der Fingerbeere muß dieser Wert auf das 250- bzw. 500 fache (1 bzw. 2 mm) vergrößert werden, damit eine Unterscheidung von zwei Reizen durchführbar wird⁷. Durch diese Zahlen läßt sich die Überlegenheit des Gesichtssinnes über den Drucksinn auch bei der örtlichen Unterscheidung von Reizen mit aller Deutlichkeit zum Ausdruck bringen.

Es gibt aber auch eine unterschiedliche Leistungsfähigkeit bei demselben Sinneswerkzeug, abhängig von der Lagerung des betreffenden An-

teils der peripheren Sinnesfläche. Die Dichte der maßgeblichen Empfänger ist in der Netzhautmitte außerordentlich groß, in den peripheren Anteilen dagegen sehr gering. Demgemäß ist das Auflösungsvermögen in der Fovea centralis sehr groß, in der Netzhautperipherie gering. Dasselbe gilt für den Drucksinn, wenn man die Verhältnisse an den Fingerbeeren bzw. dem Rücken untereinander vergleicht. Von welcher Bedeutung die *Vorboten* sind, geht beim Drucksinn aus der Beschaffenheit der Epidermis hervor, die im Gesicht, auch an der Fingerbeere, zarter ist als z. B. auf dem Rücken.

Zu diesen physiologisch gegebenen Einrichtungen kommt aber für das Auflösungsvermögen auch noch die Reizgebung in Frage. Die Lichtstrahlen können infolge entsprechender Einrichtungen, wie sie im Auge gegeben sind, geordnet auf die Netzhaut fallen. Eine solche Ordnung fehlt für die Schwingungsstöße beim Gehör, und sie ist bei den chemischen Sinnen (Geruch und Geschmack) gar nicht gegeben. Hier wirbeln ja die Moleküle ganz ungeordnet durcheinander. Auch die zeitlichen Verhältnisse der Reizgebung sind nicht etwa gleichgültig: Die Leistungsfähigkeit beim Auge wird wesentlich erhöht, wenn der Gegenstand eine Bewegung aufweist. So konnte ein Begleiter von *Alexander von Humboldt* und *Bonpland*⁸ in Südamerika eine bewegte Person unter einem Gesichtswinkel von 7 Bogenminuten erkennen; das entspricht etwa dem 8fachen der normalen Sehschärfe. Vom Drucksinn ist es bekannt, daß die *Sukzessivschwellen* geringer sind als die sogenannten Simultanschwellen. Endlich ist darauf hinzuweisen, daß wir durch entsprechende Einrichtungen die Leistungsfähigkeit unserer Sinneswerkzeuge, vor allem des Auges, bei der räumlichen Unterscheidung zu vergrößern vermögen: So sei z. B. auf das Telestereoskop von *Helmholtz* hingewiesen.

Im Zusammenhang mit diesen Feststellungen ergibt sich die Frage, wie weit das haptische Auflösungsvermögen geht, wenn der Drucksinn nicht allein arbeitet, sondern gemeinsam mit dem Kraftsinn. Die Drucksinnesfläche kann ja doch durch Muskeln in Bewegung gesetzt werden. Dabei gerät auch der Kraftsinn in Tätigkeit. Für das Ergebnis scheint es dann gleichgültig zu sein, ob die Sinnesfläche über den Gegenstand oder der Gegenstand über die Sinnesfläche hinwegbewegt wird⁹. M. W. bestehen auf diesem Gebiet noch keine Untersuchungen. Deswegen schien es berechtigt, an das aufgeworfene Problem heranzugehen¹⁰.

Eigene Untersuchungen

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war es festzustellen, welches die haptische Leistungsfähigkeit, geprüft an dem räumlichen Auflösungsvermögen, ist. Es sollte dies durch Ermittlung von Ritzen bzw. Rissen in Material geschehen. Dazu war es notwendig, sich zuerst eine *Reizskala* zu schaffen, indem man in verschiedenem Material Ritze unterschiedlicher Art schuf, die dann haptisch begutachtet werden sollten. Nun ist die haptische Leistungsfähigkeit zweifellos an verschiedenen Körperstellen nicht die gleiche. Geprüft werden sollte deshalb bei Durchführung von Bewegungen das Auflösungsvermögen an der Zungenspitze und der

Fingerbeere. Ferner sollte es ermittelt werden, wie sich die Dinge gestalten, wenn man über die Ritzer bzw. Risse den Nagel hinwegführt bzw. eine Vorrichtung, die als Tastgerät bezeichnet werden soll und in der Hohlhand gehalten wird. Man fährt dann mit der Schneide dieses Instruments über die betreffende Fläche hinweg, in der die Ritzer bzw. Risse vorhanden sind. Demgemäß ist es erforderlich, als erstes die „Reizskala“ zu besprechen, sodann die Ergebnisse der Prüfung der Ritzer mit Hilfe der verschiedenen Sinnesanteile.

A) 1. Als Material, in dem die Ritzer untergebracht waren, verwandte ich Eisen, Glas, Holz, Piacryl und Plexiglas*. Dieses Material unterscheidet sich durch die Härte voneinander. Nach der Skala von Mohs ist sie bei Glas mit 5—6 am größten, bei Plexiglas mit 2 am niedrigsten. Dazwischen reihen sich Eisen, Piacryl und Lindenholz ein. Freilich ist mir der HärteWert für Lindenholz nicht bekannt, er war nicht zu ermitteln; es mußte an seiner Statt an Holz allgemein gedacht werden.

Bei Eisen, Piacryl und Plexiglas erfolgte das Schaffen der Ritzer mittels Diamanten, die an der Schneide die gewünschte Stärke aufwiesen. Zum Ziehen ganz feiner Ritzer in Eisen (von 2μ ja weniger Breite) mußte man gehärteten Stahl benutzen. Bei Holz wurden die Ritzer mit Hilfe eines Stahlstichels hergestellt, der auf einer beweglichen Achse montiert war. Entsprechend der Belastung des Stahlstichels wiesen die Ritzer verschiedene Breite und auch verschiedene Tiefe auf. Zur Schaffung der größeren Ritzer (über 20μ Breite) wurde eine Belastung von 50 g, von feinen Ritzen (unter 20μ Breite) eine solche von 25 g angewandt.

An und für sich wäre es zu erwarten gewesen, daß das Profil jeder der künstlich geschaffenen Ritzer Keilform aufwies. Schließlich dringt ja, unabhängig davon, ob ein Diamant oder Stichel benutzt wird, eine Art von Keil in das Material ein. Das Profil der Ritzer hätte also dreieckförmig sein müssen. Bei mikroskopischer Untersuchung hat es sich indessen ergeben, daß nur in den seltensten Fällen bei dem Profil Dreiecksform gegeben war. Glas wurde zuerst mit einer Wachsschicht überzogen, dann schuf man den Ritzer mit Hilfe eines Diamanten oder Stahlstichels. Anschließend wurde die betreffende Stelle mit Flußsäure bepinselt und die Ätzung umso länger unterhalten, je breiter bzw. je tiefer der Ritzer sein sollte. Nachdem man die Flußsäure die gewünschte Zeit hatte einwirken lassen, wurde das Glas abgespült und die Wachsschicht entfernt. Wurden beim Setzen der Ritzer chemische Substanzen benutzt, so war eine Keilform nicht zu erwarten.

Über das Profil der Ritzer gibt die Abb. 1 Aufschluß. Dieses wechselt von Material zu Material. So war bei Eisen, Holz und Piacryl stets eine Art von Wall gegeben. Das Material, das durch den Diamanten bzw. Stichel an der Ritzstelle entfernt wurde, häufte sich an den Nachbarstellen an. Bei Eisen hatte der Ritzer die Form einer Höhlung, er war am Boden bzw. in der Tiefe rundlich gestaltet. Das verdrängte Material war zu beiden Seiten des Grabens in der Art von Sandhügeln aufgeworfen.

* Die Platten hatten nicht dieselbe Größe; es hing dies mit gewissen Schwierigkeiten bei der Beschaffung des Materials zusammen. Die kleinsten Platten waren bei Eisen bzw. Plexiglas, die größte Platte bei Piacryl gegeben. Die Ausmaße dieser Platten betrugen (Länge \times Breite \times Dicke) $15 \times 9,8 \times 0,2$ bei Eisen, $15 \times 10 \times 0,3$ bei Plexiglas und $25 \times 14,8 \times 0,3$ cm bei Piacryl.

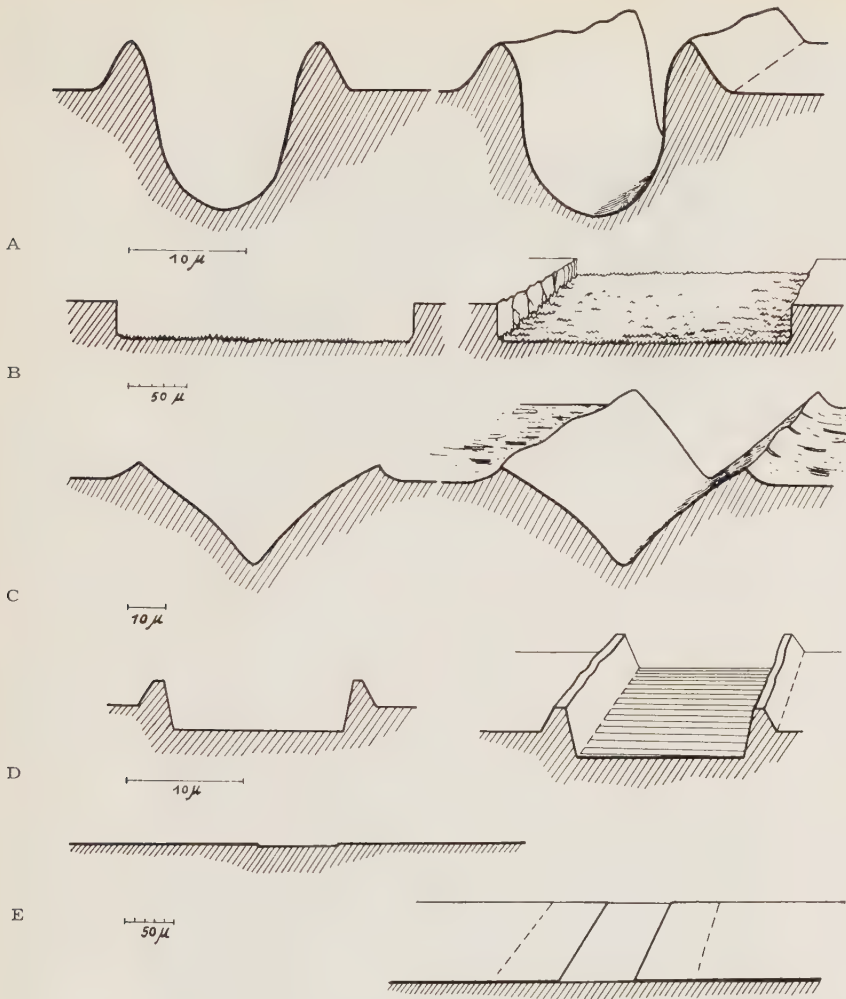
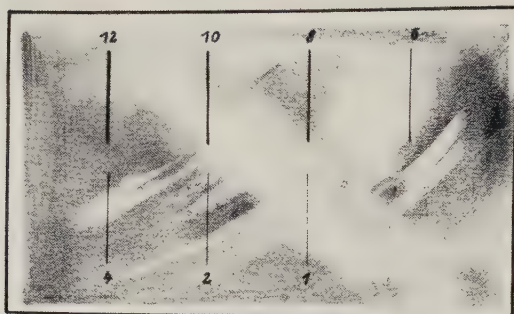


Abb. 1. Profil der Ritzer in verschiedenen Materialien. A in Eisen, B in Glas, C in Lindenholz, D in Plexiglas, E in Plexiglas. Links ist jeweils der Ritzer im Sagittalschnitt gezeichnet, rechts eine Rekonstruktion des Ritzers, möglichst räumlich perspektivisch gestaltet. Die Vergrößerung kann man ohne weiteres aus dem Maßstab entnehmen, der unter den Profilen jeweils angebracht ist. Es muß allerdings mit Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß bei den verschiedenen Profilen und räumlichen Darstellungen die Vergrößerung nicht dieselbe ist. Die einzelnen Ritzer können also nicht ohne weiteres untereinander verglichen werden.

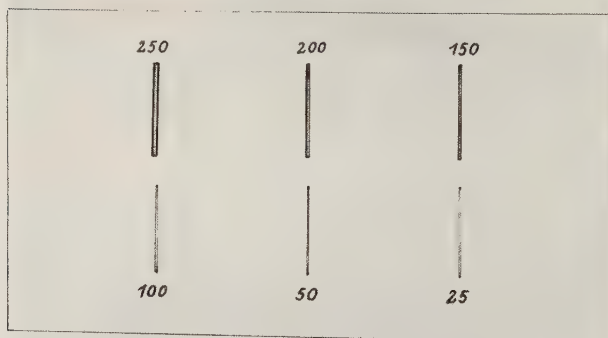
Bei Lindenholz hatte der Ritzer annähernd Keilform, wobei die Seitenteile des Keils unter einem Winkel von etwa 90° aneinander stießen. Der Graben erschien wie ausgestanzt, der Wall spitz aufgeworfen. Offenbar wird bei dem Vorgang des Schaffens von Ritzern in Lindenholz Material weitgehend entfernt. Bei Plexiglas wurde beim Ziehen von Ritzern eine Art Graben mit ebenem Grund geschaffen. Zu beiden Seiten dieses Grabens waren Wälle nachweisbar. Hier wird also genauso wie bei Eisen Material nach den Seiten in größerem Umfange verdrängt.

Ganz anders lagen die Dinge bei Glas. Hier war kein Wall nachzuweisen. Bei Anwendung von Flußsäure wird ja auch kein Material verdrängt, sondern es wird einfach durch die Art der Behandlung zerfressen

A



B



C



Abb. 2. Die Anordnung der Ritzer in verschiedenen Materialien. A in Eisen, B in Glas, C in Lindenholz. Die Ritzer entsprechen in ihren Dimensionen in der Zeichnung durchaus nicht den tatsächlich gegebenen Verhältnissen. Es kann dies auch gar nicht der Fall sein, weil sie sonst nicht hätten gekennzeichnet werden können. Die Zahlen bedeuten Mikren.

bzw. aufgelöst und zuletzt weggespült. Das Profil des Ritzers war rechteckig, der Grund war stark ausgezackt. Das ist nicht weiter befremdlich, da sich ja die Flußsäure an verschiedenen Stellen in verschiedener Weise auswirkt. Bei Plexiglas war das Profil des Ritzers annähernd recht-

eckig, der Wall war sehr wenig ausgebildet und verlief flacher werdend nach den Seiten zu.

2. Eine genaue Charakteristik der Beschaffenheit der Ritzer ist allerdings nur dann gegeben, wenn man sie in Bezug auf Breite, Tiefe und Wallhöhe ausmißt. Unter *B r e i t e* des Ritzers soll die Entfernung der beiden Innenseiten der Wälle verstanden sein, und zwar in der Höhe der sonstigen Oberfläche des Materials. Als *T i e f e* des Ritzers soll die Entfernung des Grundes des Ritzers bis zur Oberfläche des Materials verstanden sein; unter *W a l l h ö h e* endlich die Entfernung von der Oberfläche des Materials bis zur höchsten Stelle des Walles.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, wie es möglich war, diese 3 Größen messend zu verfolgen. Es gelang dies in Bezug auf die Breite vermittels einer von *Carl Zeiß* geschaffenen neuartigen Vorrichtung, die den Namen *N e o p h o t* trägt. Bei einer Vergrößerung, die zum Teil beträchtlich war, wird die Oberfläche der Platte eingestellt und dann unter Verwendung eines Okularmikrometers die Entfernung der einen Wallinnenfläche von der anderen ausgemessen. Tiefe und Wallhöhe der Ritzer wurden mit Hilfe eines Zeißschen Auflichtmikroskopes ermittelt, vorzugsweise durch Benutzung jenes Apparates, der als Oberflächenprüfgerät nach Prof. *Schmaltz* bezeichnet wird.

Mit Ausnahme von Holz wurde die Messung für die verschiedenen Materialien im *Hellfeld* vorgenommen, bei Holz im *Dunkelfeld*, um dem Glanz der Oberfläche aus dem Wege zu gehen, der die Messung beeinträchtigt. Nach Erlangen entsprechender Übung wies die Meßgenauigkeit einen Fehler von höchstens $\pm 5\%$ auf*.

Tabelle 1

Dimensionen der Ritzer in verschiedenen Materialien in Bezug auf Breite (B), Tiefe (T) und Wallhöhe (W). Die Zahlen bedeuten Mikren.

| Nr. | Eisen | | | Glas | | | Holz | | | Piacryl | | | Plexiglas | | |
|-----|-------|----|---|------|----|---|------|----|---|---------|---|---|-----------|---|---|
| | B | T | W | B | T | W | B | T | W | B | T | W | B | T | W |
| 1 | 12 | 10 | 4 | 250 | 32 | 0 | 50 | 20 | 4 | 15 | 2 | 2 | 250 | 2 | 0 |
| 2 | 10 | 4 | 4 | 200 | 22 | 0 | 30 | 20 | 4 | 12 | 2 | 2 | 200 | 2 | 0 |
| 3 | 8 | 8 | 4 | 150 | 30 | 0 | 20 | 12 | 4 | 10 | 2 | 2 | 150 | 2 | 0 |
| 4 | 6 | 4 | 4 | 100 | 16 | 0 | 18 | 10 | 4 | 8 | 1 | 1 | 100 | 2 | 0 |
| 5 | 4 | 2 | 2 | 50 | 12 | 0 | 15 | 5 | 4 | 6 | 1 | 0 | 75 | 2 | 0 |
| 6 | 2 | 2 | 1 | 25 | 8 | 0 | — | — | — | 4 | 1 | 0 | 50 | 1 | 0 |
| 7 | 1 | 1 | 0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Die Ergebnisse der Ausmessung dieser 3 Größen — Breite, Tiefe und Wallhöhe der Ritzer — sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Bei *E i s e n* setzte sich die Skala aus insgesamt 7 Stufen zusammen, die Breite der Ritzer schwankte zwischen 12 und 1 μ . Bei *G l a s* waren insgesamt 6 Stu-

* An dieser Stelle soll Herrn Walter Müller von der Zeiß-Vertretung in Berlin für die viele Mühe gedankt sein, die er sich genommen hat, um die Ausmessung der Ritzer durchzuführen bzw. zu erleichtern.

fen geschaffen worden mit einer Ritzerbreite zwischen 250 und 25 μ . Bei Holz handelt es sich um 5 Stufen mit einer Ritzerbreite zwischen 50 und 15 μ , bei P i a c r y l um 6 Stufen zwischen 15 und 4 μ , endlich bei P l e x i g l a s um 6 Stufen zwischen 250 und 50 μ . Die Länge der Ritzer betrug im allgemeinen 4 cm; sie waren auf dem Material (s. Abb. 2) in abfallender Breite nebeneinander angeordnet. Der Abstand der einzelnen Ritzer voneinander betrug 3 cm. Er war so gewählt, daß beim Abtasten ein allfälliges Übergreifen auf benachbarte Ritzer vermieden wurde, was unter Umständen zu einer Verwirrung der Versuchsperson hätte Anlaß geben können.

Von vornherein wäre es zu erwarten gewesen, daß die Tiefe der Ritzer um so größer sein würde, je breiter der Ritzer ist. Wünscht man nämlich eine größere Breite zu erzielen, so muß der gleiche Keil tiefer in das Material getrieben werden. Tatsächlich lagen die Dinge so bei Eisen und Lindenholz. Hier nahm die Tiefe des Ritzers umso mehr ab, je geringer seine Breite war. Sinkt z. B. bei Lindenholz die Breite der Ritzer von 50 auf 15 μ , so geht die Tiefe von 20 auf 5 μ herab. Die Proportion beträgt hier wie auch bei Eisen etwa 4:1. Für P i a c r y l trifft dies aber nicht zu: Hier sinkt die Tiefe des Ritzers von 2 auf 1 μ , also auf die Hälfte herab, während die Breite von 15 auf 4 μ , also auf annähernd ein Viertel abfällt. Ähnlich lagen die Dinge bei Plexiglas.

Fürs erste ist es etwas überraschend, daß sich die Ritzer in Glas in dieser Beziehung ähnlich verhielten wie in Eisen bzw. Lindenholz. Wenn die Breite der Ritzer in Glas von 250 auf 25 μ abfiel, so war ein Sinken der Tiefe der Ritzer von 32 auf 8 μ festzustellen. Die großen Schwankungen in Bezug auf die Tiefe hängen bei Glas offenbar mit der Bearbeitung des Materials durch die Flußsäure zusammen. Diese mußte man ja um so länger einwirken lassen, je breiter der Ritzer gestaltet sein sollte. Dadurch kommt aber auch eine größere Tiefenwirkung der Säure zustande.

Was die Wallhöhe anbelangt, so schwankte diese bei Eisen und Holz um 4, bei P i a c r y l um 2 μ . Besonders soll darauf hingewiesen werden, daß die Ritzer in Lindenholz unabhängig von der Breite und Tiefe stets die gleiche Wallhöhe aufwiesen (4 μ). Bei Glas und Plexiglas konnte von einer meßbaren Wallhöhe überhaupt nicht gesprochen werden.

B) 1. Ich habe meine Versuche an insgesamt 7 Personen durchgeführt, bei Frauen sowohl wie Männern im Alter zwischen 29 und 69 Jahren. Es liegt mir am Herzen, ihnen auch an dieser Stelle für die große Mühe zu danken, die sie sich mit den vielen Experimenten genommen haben, die an ihre Aufmerksamkeit und Leistungsfähigkeit große Anforderungen stellten.

Als Taststellen zur haptischen Begutachtung wurden verwendet: Die Zungenspitze, die Beere des 3. Fingers rechts bzw. links, der Nagel des gleichen Fingers und endlich die rechte Handinnenfläche, die das Tastinstrument bediente. Bei diesem handelt es sich um ein federndes Gebilde, das aus Eisen bzw. Holz geschaffen war und annähernd die Form eines Küchenmessers hatte. Man hielt es mit der Hohlhand am Griff und ließ

die leicht federnde Spitze über die Oberfläche gleiten, die zu untersuchen war, möglichst bei gleichbleibendem Auflagedruck.

Die benutzten Taststellen waren natürlich untereinander nicht ganz gleichwertig; das geht schon aus der einfachen Feststellung hervor, daß die Volarseite der Fingerbeere und der Handinnenfläche meist trocken, während die Zungenspitze ja immer feucht ist. Es lehrt dies weiter die Tatsache, daß die Leistungsfähigkeit der Zungenspitze (gemessen an den Raumschwellen) bei Unterscheidung räumlicher Verhältnisse eine bessere ist als die der Fingerbeere bzw. der Handinnenfläche. Bei Benutzung des Nagels kommen Vibrationsempfindungen ins Spiel, von denen man es weiß, daß zu ihrer Hervorrufung eine geringe Amplitude der Reize ausreicht. Auch bei Benutzung des Tastinstrumentes sind Vibrationsempfindungen sicher von Bedeutung ¹¹.

Bei allen Versuchen empfahl es sich, nicht nur das Gesicht, sondern auch das Gehör auszuschalten. Eine „akustische“ Beurteilung der Verhältnisse mußte ausgeschlossen sein. Bei Anwendung von Vibrationsreizen erfolgt aber oft eine Mitreizung des Gehörsinnes. Es entstehen ja dabei hörbare Schwingungen. Beim Hinweggleiten des Nagels bzw. des Tastinstrumentes über das zu prüfende Material durfte dieser Faktor nicht ins Spiel treten. Die Ausschaltung des Gehörs erfolgte durch Einführung von Ohropaxkugeln in die Gehörgänge, durch die die Gehörsleistungen, wie sich bei zahlreichen früheren Versuchen herausgestellt hatte ¹², um etwa 30 % geschwächt werden.

Der Versuchsgang gestaltete sich so, daß die gewünschte Platte vor die Versuchsperson gelegt wurde. Man erleichterte ihr das Vorgehen, indem man den tastenden Finger oder aber den Nagel bzw. das Tastinstrument in die Nähe derjenigen Stelle brachte, auf der sich der Ritzer befand. Sollte die Zungenspitze zur Prüfung der Platte herangezogen werden, so überreichte man die Platte der Versuchsperson. Sie hielt diese dann mit beiden Händen fest und bewegte sie über die Zungenspitze oder aber die Zungenspitze über die Platte hinweg, nachdem ihr vom Vl. die entsprechende Stelle angewiesen worden war.

Für die Begutachtung der Sicherheit der Versuchsperson liegen die Dinge nicht immer ganz leicht. Bei Benutzung der Zungenspitze oder der Fingerbeere ergeben sich zweifellos gewisse Schwierigkeiten für die Angabe der Örtlichkeit, an der sich der Ritzer befindet. Zungenspitze und Fingerbeere weisen nämlich eine beträchtliche Breite auf, die um 1 cm schwankt. Diese Breite war selbstverständlich sehr viel größer als die der Ritzer. Sie überstieg sie vielfach um das 10^4 fache. Unter diesen Bedingungen ist es dann aber für den Vl. nicht ganz einfach zu beurteilen, ob wirklich die richtige Stelle aufgezeigt wird. Der Versuchsleiter konnte sich nur aus der Tatsache, daß die Zungenspitze oder die Fingerbeere stets von neuem an die gleiche Stelle verlegt wurden, den Schluß ziehen, daß die Rißstelle im Material richtig aufgefunden wurde.

Bei Verwendung des Nagels bzw. des Tastinstrumentes ist eine solche Kontrolle für den Versuchsleiter sehr viel leichter möglich; man kann ja die Versuchsperson anweisen, an der betreffenden Stelle „stehen“ zu bleiben. Dann aber ist es ja ganz einfach festzustellen, ob die Lage des

aufzeigenden Nagels oder Tastinstrumentes mit der des Ritzers übereinstimmt.

Es wurden stets 10 Versuche der gleichen Art durchgeführt und die Zahl der richtigen und falschen Fälle bestimmt. Ebenso wurde es vermerkt, wann die Versuchsperson nicht in der Lage war, eine Aussage zu machen. Es empfahl sich, häufig Vexierversuche einzuschalten: Der Versuchsperson wurde ein Teil der Platte dargeboten, auf der sich kein Ritzer befand. Solche Vexierversuche sind außerordentlich wichtig, weil sie sonst leicht zu dem Glauben verführt wird, daß sich auf der Platte unter allen Umständen ein Ritzer befindet. Diese Vermutung verleitet aber oft zu einer falschen Aussage.

2. Nunmehr sollen die Versuchsergebnisse systematisch zur Darstellung gebracht werden, und zwar gegliedert nach dem Material. Ich habe in Tabelle 2 die entsprechenden Befunde für sämtliche Versuchspersonen und sämtliche Versuche zusammengestellt. Schon an dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß gewisse individuelle Schwankungen zu verzeichnen sind, deren Niederschlag sich auch in den Zahlenwerten fand. Man bekommt auf diese Weise einen gewissen Überblick über die Leistungsfähigkeit der einzelnen Sinnesanteile, die zur Prüfung von Ritzern verschiedener Beschaffenheit in Eisen, Glas, Lindenholz, Piacryl und Plexiglas herangezogen wurden. Es sei betont, daß die Ritzer, die in verschiedenem Material gezogen wurden, trotz gleicher Numerierung in der Tabelle nicht gleichartig sind; über ihre Ausmaße gibt die Tabelle 1 Aufschluß.

a) Eisen: Hier fällt es vor allem auf, daß die Zungenspitze die geringste Leistungsfähigkeit aufweist. Schon bei einer Breite der Ritzer von 12μ kommen in einer recht erheblichen Anzahl von Fällen Fehlleistungen vor. Von insgesamt 70 Aussagen erwiesen sich nur 42 als objektiv richtig. Diese Zahl sinkt umso mehr, je schmaler der Ritzer wird. Bei 4μ Breite der Ritzer beträgt sie nur noch 10, bei 2 und 1μ Breite waren keine richtigen Aussagen mehr zu verzeichnen.

Tabelle 2

| Nr. | Eisen | | | | Glas | | | | Lindenholz | | | | Piacryl | | | | Plexiglas | | | |
|-----|-------|----|----|----|------|----|----|----|------------|----|----|----|---------|----|----|----|-----------|----|----|----|
| | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' |
| 1 | 42 | 50 | 70 | 70 | 70 | 64 | 70 | 70 | — | 60 | 70 | 70 | 12 | 32 | 58 | 70 | 70 | 56 | 70 | 70 |
| 2 | 33 | 50 | 70 | 70 | 70 | 38 | 70 | 70 | — | 60 | 70 | 70 | 2 | 22 | 57 | 56 | 70 | 49 | 68 | 69 |
| 3 | 27 | 40 | 70 | 70 | 60 | 20 | 70 | 70 | — | 60 | 70 | 57 | — | 18 | 55 | 47 | 70 | 35 | 60 | 70 |
| 4 | 13 | 13 | 70 | 70 | 35 | 18 | 70 | 70 | — | 45 | 54 | 36 | — | — | 6 | 4 | 69 | 10 | 60 | 70 |
| 5 | 10 | 10 | 70 | 70 | 10 | 12 | 64 | 70 | — | 7 | 3 | 5 | — | — | — | — | 62 | 8 | 60 | 70 |
| 6 | — | — | 28 | 10 | 10 | 10 | 50 | 65 | — | — | — | — | — | — | — | — | 37 | 7 | 54 | 70 |
| 7 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Zahl der objektiv richtigen Urteile unter insgesamt 70 Fällen (7 Versuchspersonen zu je 10 Versuchen) bei Prüfung von Ritzern in verschiedenem Material auf haptischem Wege.

Es bedeuten: Z Zungenspitze, F Beere des 3. Fingers, N Nagel des 3. Fingers, T' Prüfung mit Hilfe des Tastinstrumentes. Man beachte, daß die Beschaffenheit der Ritzer, die fortlaufend numeriert sind, der Tabelle 1 entsprechen. Ausdrücklich sei darauf hingewiesen, daß sie in verschiedenem Material nicht gleichartig beschaffen sind.

Die Grenzen für die Feststellbarkeit von Ritzern in Eisen mit Hilfe der Zungenspitze sind also eng gezogen, zum Unterschied zu den übrigen Sinnesanteilen bzw. zu dem Tastinstrument. Die Fingerbeere weist auch sehr bald ein Nachlassen der Leistungsfähigkeit auf; immerhin haben wir bei einer Breite des Ritzers von 8μ in mehr als der Hälfte der Fälle objektiv richtige Aussagen. Dann aber fallen die Werte sehr schnell ab, so daß die Fingerbeere bei einer Breite des Ritzers von 6 bzw. 4μ genau so versagt wie die Zungenspitze, allerdings erweist sie sich unter den gleichen Bedingungen etwas leistungsfähiger als die Zungenspitze. Die große Leistungsfähigkeit des Nagels geht aus der Tatsache hervor, daß selbst bei einer Breite des Ritzers von 4μ ausnahmslos objektiv richtige Urteile abgegeben werden; bei 2μ Breite waren aber nur noch 28 richtige Aussagen unter 70 Versuchen zu verzeichnen.

Ähnlich verhalten sich die Dinge, wenn man zur Prüfung der Ritzer das Tastinstrument heranzieht. Nur vollzog sich hier der Abfall in der Leistungsfähigkeit beim Übergang von Ritzern von 4μ zu solchen von 2μ Breite sehr viel j ä h e r als bei Anwendung des Nagels. Es waren da nämlich nur noch in 10 Fällen objektiv richtige Urteile zu verzeichnen.

Ganz allgemein läßt es sich sagen, daß bei Prüfung von Ritzern in Eisen bei manchen Versuchspersonen schon Versager vorkamen, wenn die Fingerbeere bzw. Zungenspitze zur Feststellung herangezogen wurden und die Breite des Ritzers 12μ betrug. Bei einer Breite der Ritzer von 2μ war eine objektiv richtige Feststellung nicht mehr möglich. Der Ausfall der einzelnen Sinnesanteile vollzog sich hier in der Reihenfolge: Zungenspitze — Fingerbeere — Betätigung des Tasters — Nagel.

b) G l a s : Hier fällt es vor allem auf, daß die Ritzer sehr viel b r e i t e r sein mußten, als in Eisen, wenn eine Feststellung auf haptischem Wege möglich sein soll. Mit Hilfe der Zungenspitze lassen sich objektiv richtig Ritzer bis zu 150μ Breite in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle feststellen. Macht man die Breite geringer, so kommen unter diesen Bedingungen schon sehr viele Versager vor. Bei 100μ Breite waren objektiv richtige Urteile nur in 35, bei 50 bzw. 25μ Breite nur in 10 Fällen unter insgesamt 70 Versuchen festzustellen. Bei Glas leistet die Zungenspitze, wie aus den Zahlenwerten der Tabelle 2 hervorgeht, mehr als die Fingerbeere. Hier kommen schon sehr viele Versager bei der Ritzerbreite von 200μ vor; von da ab ist ständig ein Abfall in der Leistungsfähigkeit der Fingerbeere festzustellen. Die Überlegenheit von Nagel und Tastinstrument geht aus der einfachen Tatsache hervor, daß selbst bei einer Breite des Ritzers von 25μ in der überwiegenden Anzahl von Fällen objektiv richtige Urteile abgegeben wurden; bei Benutzung des Tastinstrumentes in 65, bei Benutzung des Nagels in 50 Fällen von insgesamt 70 Versuchen. Doch sei darauf hingewiesen, daß die Leistungsfähigkeit bei der Prüfung von Ritzern im Eisen sehr viel weiter geht als bei Glas, also weit unter 25μ . Der Ausfall der einzelnen Sinnesanteile spielte sich bei Glas in der Reihenfolge: Fingerbeere — Zungenspitze — Nagel — betätigter Taster ab.

c) L i n d e n h o l z : Hier fällt es vor allem auf, daß die Zungenspitze unter den gewählten Versuchsbedingungen vollständig versagte; selbst

bei einer Breite des Ritzers von $50\ \mu$ kamen ausnahmslos Versager vor. Solche sind auch bei Verwendung der Fingerbeere festzustellen, doch in einer weitaus geringeren Anzahl von Fällen. Man kann mit diesem Sinnesanteil noch Ritzer mit einer Breite von $18\ \mu$ feststellen. Macht man die Breite geringer, so kommen nahezu in allen Fällen Versager vor. Bei Ritzern in Lindenholz erweist sich die Überlegenheit des Nagels bzw. des betätigten Tastinstruments über die Zungenspitze bzw. Fingerbeere in sehr ausgeprägter Weise. Selbst bei einer Ritzerbreite von $20\ \mu$ sind bei Verwendung des Nagels sämtliche abgegebenen Urteile objektiv richtig gewesen, bei Verwendung des Tastinstruments allerdings nur in 57 Fällen von insgesamt 70 Versuchen. Macht man die Ritzerbreite noch geringer, geht man also auf 18 bzw. $15\ \mu$ herunter, so geht die Leistungsfähigkeit ganz enorm herab. Ritzer in Holz von $15\ \mu$ Breite sind nur ausnahmsweise festzustellen. Da erweist sich die Überlegenheit der einen Versuchsperson gegenüber der anderen ganz deutlich. Der Ausfall der einzelnen zur systematischen Prüfung von Ritzern in Lindenholz herangezogenen Sinnesanteile vollzog sich in der Reihenfolge: Zungenspitze — Fingerbeere — betätigter Taster — Nagel. Wenn die Zungenspitze bei Ritzern in Lindenholz so auffällig wenig leistet, so kann dies, darauf sei jetzt schon hingewiesen, damit zusammenhängen, daß das Lindenholz vom Speichel durchtränkt wird, was bei den übrigen Materialien nicht der Fall ist. Wahrscheinlich wird auf diese Weise ein Überzug von Muzin geschaffen, der das Erkennen sehr erschwert, wenn nicht unmöglich macht.

d) *Pia c r y l*: Die Zungenspitze versagt schon bei einer Ritzerbreite von $15\ \mu$ in der überwiegenden Anzahl von Fällen. Die Leistungsfähigkeit der Fingerbeere geht etwas weiter, obgleich nachdrücklich darauf hingewiesen werden muß, daß die Zahl der objektiv richtigen Fälle selbst bei $15\ \mu$ Ritzerbreite verhältnismäßig gering ist. Nagel und Tastinstrument leisten weitaus mehr; selbst bei einer Ritzerbreite von $10\ \mu$ sind in der überwiegenden Anzahl von Fällen objektiv richtige Urteile abgegeben worden. Bei einer Ritzerbreite von $8\ \mu$ werden nur gelegentlich objektiv richtige Angaben gemacht. Bei $6\ \mu$ Ritzerbreite versagen hier sämtliche Sinnesanteile.

Der Ausfall der einzelnen Sinnesanteile vollzog sich bei Ritzern in *Pia c r y l* in der Reihenfolge: Zungenspitze — Fingerbeere — betätigter Taster — Nagel.

e) *Plexiglas*: Hier mußten genau so wie bei Glas die Ritzer eine beträchtliche Breite aufweisen, wenn sie auf haptischem Wege erkannt werden sollten. Die Zungenspitze erwies sich in diesem Falle der Fingerbeere bei weitem überlegen. Bis zu einer Ritzerbreite von $150\ \mu$ herab wurden bei Verwendung der Zungenspitze in allen Fällen objektiv richtige Urteile abgegeben. Erst von da ab häufen sich die Versager. Bei einer Ritzerbreite von $50\ \mu$ wurden unter Verwendung der Zungenspitze aber immer noch in 37 Fällen von insgesamt 70 Versuchen objektiv richtige Aussagen gemacht. Bei Verwendung der Fingerbeere haben wir ständig ein Absinken in der Leistungsfähigkeit zu verzeichnen. Von einer Ritzerbreite von $100\ \mu$ abwärts kamen nur ganz selten objektiv richtige Aus-

sagen zustande. Der Nagel leistet schon sehr viel mehr. Besonders leistungsfähig erwies sich aber das Tastinstrument. Hier ergaben sich richtige Urteile in sämtlichen Fällen selbst bei einer Breite des Ritzers von 50 μ . Der Ausfall der Sinnesanteile erfolgte hier in der Reihenfolge: Fingerbeere — Zungenspitze — Nagel — betätigter Taster.

C) Jetzt ist der Augenblick gekommen, einen allgemeinen Überblick über meine Befunde zu geben. Es hebt sich da vor allem die Tatsache heraus, daß die Ergebnisse von einer ganzen Anzahl von Faktoren abhängen, die man in *physiologische* auf der einen, in *physikalische* auf der anderen Seite zu sondern vermag.

Zu den *physiologischen* Faktoren gehören vor allem die Leistungsfähigkeit der Versuchspersonen und die des verwendeten Sinnesanteils. Die eine Person leistet auf diesem Gebiet mehr als eine andere. Unter den von mir in Anspruch genommenen insgesamt 7 Personen zeichnete sich nur eine durch ganz besondere Leistungen aus, indem sie Ritzer in jeder Art von Material festzustellen in der Lage war bei Dimensionen, bei denen die anderen Versuchspersonen völlig versagten. Man kann aber nicht etwa sagen, daß diese eine Versuchsperson besser „arbeitete“ als die anderen, denn jede hatte ja das Bestreben, auf diesem Gebiet ihr bestes herzugeben. Die Unterschiede in der Leistungsfähigkeit haben auch nicht etwas mit irgendwelchen Aufmerksamkeitsschwankungen zu tun, wohl aber entscheidet die besondere Leistungsfähigkeit der Sinnesanteile, die zur Prüfung herangezogen wurden. Diese hängt wieder von deren anatomischer Beschaffenheit in nicht geringem Maße ab. Eine zarte Haut und nicht zu dicke Nägel weisen hier eine Überlegenheit insofern auf, als sie sich zur Feststellung von Ritzern in Material besser eignen als eine derbe rauhe Haut bzw. ein dicker Nagel. Am besten geeignet erweisen sich also zarte Hände und Nägel von einer Dicke, die um 0,5 mm schwankt ^{13 15}.

Daß die einzelnen Sinnesanteile bei der Durchführung der gestellten Aufgaben untereinander nicht ganz gleichwertig sind, lehrt die Übersicht der Tabelle 3. Hier sind die Grenzen ihrer Leistungsfähigkeit bei Verwendung verschiedenen Materials zusammengestellt. Die Tabelle lehrt es unzweideutig, daß die Zungenspitze viel eher versagt als die übrigen Sinnesanteile. Es geht dies vor allem aus den Werten für Lindenholz bzw. Piacryl hervor. Aber auch bei Eisen mußte der Ritzer eine größere Breite aufweisen, um mit Hilfe der Zungenspitze sinnlich erkannt zu werden, als dies für die anderen Sinnesanteile zutraf.

Daß die Zungenspitze früher versagt als die übrigen Sinnesanteile, ist an und für sich etwas überraschend. Einmal sind die Raumschwellen des Drucksinnes hier sehr klein. Dazu kommt, daß die Zungenspitze, wie sich bei neueren Untersuchungen herausgestellt hat, bei der Beurteilung von Gegenständen, auch von Bissen ^{16, 17}, wie eine Art von *Lup e* wirkt. Doch lassen sich diese beiden Gruppen von Versuchen durchaus nicht ohne weiteres untereinander vergleichen. Bei der Lupenwirkung der Zunge handelt es sich darum, daß ein Gegenstand größer erscheint, als wenn er

mit den Augen überprüft wird, während hier eine Unterscheidung der Verhältnisse gegenüber der Umgebung in Frage kommt, wobei es gleichgültig ist, ob der Gegenstand groß oder klein erscheint. Die Absonderung von Speichel übte bei den vorliegenden Versuchen einen ungünstigen Einfluß aus, der besonders bei Verwendung von Lindenholz ausgeprägt ist, das den Speichel aufsaugt. Es werden ja auf diese Weise die Ritzer und Spalten mit einem Überzug versehen, der die Erkennbarkeit der Ritzer zweifellos erschwert. Das ist weder bei Benutzung der Fingerbeere noch etwa bei Inanspruchnahme des Nagels bzw. Tastinstruments der Fall.

Tabelle 3

| | Eisen | | | | Glas | | | | Lindenholz | | | | Piacryl | | | | Plexiglas | | | |
|---|-------|---|---|----|------|-----|----|----|------------|----|----|----|---------|----|---|----|-----------|-----|----|----|
| | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' | Z | F | N | T' |
| B | 12 | 8 | 4 | 4 | 100 | 200 | 25 | 25 | >50 | 18 | 18 | 18 | >15 | 15 | 8 | 8 | 50 | 150 | 50 | 50 |
| T | 10 | 8 | 2 | 2 | 16 | 22 | 8 | 8 | 20 | 10 | 10 | 10 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| W | 4 | 4 | 2 | 2 | — | — | — | — | 4 | 4 | 4 | 4 | 2 | 2 | 1 | 1 | — | — | — | — |

Breite B, Tiefe T und Wallhöhe W der Ritzer in Mikren in verschiedenem Material, die sich gerade noch — in zumindest 50 % aller Fälle — sinnlich feststellen ließen. Es bedeuten Z Zungenspitze, F Beere des 3. Fingers, N Nagel des 3. Fingers, T' Prüfung mit Hilfe der Tastinstruments.

Die Verwendung der Fingerbeere zeitigte vielfach bessere Ergebnisse, als die Zungenspitze. Es gilt dies für Eisen, Lindenholz und Piacryl. Bei Glas und Plexiglas erwies sich dagegen die Zungenspitze der Fingerbeere überlegen. Die größte Überlegenheit auf diesem Gebiet weisen unter allen Umständen der Nagel und das in der Hohlhand gehaltene Tastinstrument auf. Hier finden sich Werte, die mit aller Eindringlichkeit lehren, daß der Ritzer sehr zart gestaltet sein kann und daß er trotzdem noch erkannt wird. So können ja noch in Piacryl Ritzer von 8μ , in Eisen solche von 4μ Breite erkannt werden. Auch für die übrigen Materialien liegen die Werte sehr viel tiefer als bei Verwendung von Zungenspitze und Fingerbeere.

Zu den physikalischen Faktoren zählen das Material und das Profil der Ritzer, denn diese beiden sind für die Reizgebung von Bedeutung. Allerdings muß hier schon auf die Tatsache hingewiesen werden, daß die Beschaffenheit des Ritzers ihrerseits auch wieder von dem Material abhängt. Schließlich wird das Profil der Ritzer nicht nur durch die Schneidevorrichtung, sondern auch durch das Material selbst bestimmt. Bei dem Material muß man in erster Linie an Glätte bzw. Rauigkeit denken. Glas und Plexiglas sind ja gegenüber Eisen, Lindenholz und Piacryl als sehr glatt zu bezeichnen. Es geht dies aus einer Betrachtung mit Hilfe des Oberflächenprüfgerätes hervor. Da sieht man sofort die zahlreichen Schrammen und Ritzer, die sich sonst der Feststellung vollkommen entziehen. Weist aber das Material zahlreiche Ritzer auf, so bedeutet dies doch ein gewisses Erschweren bei der Feststellung der mit Absicht angebrachten Ritzer. Es lassen sich also solche in Eisen, Lindenholz und Piacryl nicht so einfach ermitteln wie bei Glas und Plexiglas.

Von großer Bedeutung ist das Profil der Ritzer. Wäre dieses nämlich gleich gewesen, so müßte man, unabhängig von dem Material, stets zu dem gleichen Ergebnis kommen. Das aber ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Von vornherein hätte man daran denken können, daß die Breite der Ritzer für den Ausfall der Versuche entscheidend ist. Es hat sich indessen (siehe auch Tabelle 3) die Tatsache herausgestellt, daß die Grenzen der Leistungsfähigkeit der einzelnen Sinnesanteile von der Art des Materials abhängen. Würde die Breite der Ritzer allein entscheidend sein, so müßten die Grenzen der Leistungsfähigkeit, unabhängig von dem Material, stets bei dem gleichen Breitenwert liegen. Das aber ist nicht der Fall. Es ergeben sich hier vielmehr sehr große Unterschiede in Abhängigkeit von dem Material. Die Klärung der hier vorliegenden Verhältnisse ist nicht ganz einfach, da wir es mit drei Variablen zu tun haben: Breite, Tiefe und Wallhöhe der Ritzer. Man hätte nun daran denken können, daß die Breite insofern von Wichtigkeit ist, als sie unter Umständen ein Einsinken der tastenden Sinnesfläche bzw. des Tastinstruments ermöglicht und daß auf diese Weise ein Erkennen der Ritzer gelingt. Einfache Überlegungen lehren es indessen, daß die Breite der Ritzer gegenüber der Bildung der tastenden Fläche sehr stark zurücksteht. Die Zunge ist ein schmiegsames Gebilde, das sich der Umgebung sehr leicht anpaßt; dadurch wird aber die Erkennung von Unebenheiten zweifellos erschwert, noch dazu, wo der Speichel, der ständig abgesondert wird, das Vorgehen ungünstig beeinflusst. Bei der Fingerbeere ist die Breite der Papillenleisten mit etwa $50\ \mu$ vielfach größer als die Breite der feststellbaren Ritzer, besonders bei Eisen. Von einem Eindringen des Nagels oder des Tastinstruments in den Graben kann kaum gesprochen werden, denn schließlich ist die Dicke der Nägel etwa 100 mal so groß wie die der Ritzer in Eisen, die sich bereits sinnlich feststellen lassen. Im übrigen ist die Schneide des Tastinstruments zwar sehr dünn; es ist aber sehr fraglich, ob sie in einem größeren Umfange in die Ritzer eindringen kann.

Die Tiefe der Ritzer kann keinen Ausschlag geben, denn unabhängig von der Tiefe müßte ein gleiches Einsinken der tastenden Anteile möglich sein unter der Voraussetzung, daß dies die Breite des Ritzers zuläßt. Bei Verwendung von Glas wies nun der gerade noch feststellbare Ritzer von $25\ \mu$ Breite eine Tiefe von $8\ \mu$ auf. Bei Lindenholz waren die gleichen Werte 18 bzw. $10\ \mu$. Hier könnte man immer noch daran denken, daß der tiefere Ritzer leichter zu erkennen ist als der flachere. Dem widersprechen aber völlig die Ergebnisse bei Piacryl bzw. Plexiglas. Im ersteren Falle hatte der schmalste feststellbare Ritzer eine Breite von $8\ \mu$, im zweiten von $50\ \mu$, trotzdem die Tiefe der Ritzer mit $1\ \mu$ in beiden Fällen die gleiche war.

Nun ist noch an den Wall bzw. dessen Höhe zu denken. Da lehren die Zahlenwerte der Tabelle 3 mit Eindringlichkeit, daß das Vorhandensein des Walles von einer gewissen Bedeutung für den Ausfall der Experimente ist. Material wie Glas und Plexiglas, bei dem das Ziehen von Ritzern zu keinem Aufwerfen eines Walles führt, müssen zur sinnlichen Erkennung sehr breit sein. Material, bei dem, wie bei Eisen, Lindenholz

und Piacryl ein Wall gegeben war, gestattet die sinnliche Erkennung von Ritzern, deren Breite gegenüber den vorhin genannten Materialien außerordentlich klein ist. Während der Wall offenbar von Bedeutung ist, scheint die Wallhöhe als solche nicht entscheidend zu sein, etwa in dem Sinne, daß das Erkennen der Ritze umso leichter fällt, je höher der Wall ist. Bei Lindenholz betrug die Wallhöhe für die sinnlich feststellbaren Ritze $4\text{ }\mu$, bei Eisen $4\text{--}2$ und bei Piacryl $2\text{--}1\text{ }\mu$. Man könnte es nun verstehen, daß eine größere Wallhöhe zu einem leichteren Erkennen des Ritzers Anlaß gibt. Wenn man aber die Breite des Ritzers in Betracht zieht, so stellt es sich heraus, daß bei Piacryl geringere Werte für die Breite gefunden wurden als bei Lindenholz (8 gegenüber $18\text{ }\mu$), obgleich bei Piacryl die Wallhöhe sehr viel geringer war als bei Lindenholz (1 gegenüber $4\text{ }\mu$).

Man hätte noch daran denken können, daß das Ergebnis durch die Möglichkeit des Aufzeigens des Ritzers beeinflußt wird. Es war ja schon darauf hingewiesen worden, daß die Einstellungen mit Rücksicht auf die Breite der Zungenspitze und Fingerbeere sehr viel schwieriger sind als bei Verwendung des Nagels bzw. des Tastinstruments. Dieser Annahme widersprechen allerdings die Ergebnisse bei Lindenholz. Hier kann man mit der Fingerbeere Ritze bei der gleichen Breite erkennen wie bei Verwendung von Nagel und Tastinstrument ($18\text{ }\mu$).

Damit kommen wir zu dem Ergebnis, daß für das Erkennen von Ritzern das Profil von Bedeutung ist, vor allem das Vorhandensein eines Walles. Dieser Faktor scheint viel wichtiger zu sein als die Breite des Ritzers. Beim Hinwegstreichen über das Material mit der Zungenspitze bzw. mit der Fingerbeere wird der Wall als eine Art von „Höcker“ wahrgenommen. Bei Verwendung des Nagels bzw. des Tastinstruments werden offenbar beim Hinwegstreichen über den Wall Vibrationsempfindungen erzeugt, die das Erkennen der Lage des Ritzers erleichtern. Damit steht es völlig im Einklang, daß Nagel und das in der Hohlhand gehaltene Tastinstrument beim Erkennen von Ritzern ganz Besonderes leisten. Die maßgebenden Erschütterungen werden mit der Zungenspitze garnicht, mit der Fingerbeere, wenn überhaupt, so nur im geringen Umfange wahrgenommen. Wenn man bei Verwendung von Nagel und Tastinstrument mit einer ansehnlichen Sicherheit die Stelle des Ritzers aufzeigen kann, so beruht dies auch auf dem „Hängenbleiben“ an den Wall, das man infolge der Erzeugung von Vibrationsempfindungen sehr leicht festzustellen vermag.

Jedenfalls lehren die Untersuchungen, wie wichtig für das Tasterkennen Bewegungen sind; beim bloßen Anlegen der tastenden Fläche, also beim Auflegen der Zungenspitze bzw. Fingerbeere auf die betreffende Unterlage lassen sich derartige Feinheiten in der Struktur der Oberfläche von Material niemals erkennen. Dies gilt selbstverständlich auch für den Nagel bzw. das Tastinstrument, wenn sie einfach der Unterlage aufgelegt und nicht etwa bewegt werden.

Weist der Ritze keinen Wall auf, wie dies bei Glas bzw. Plexiglas der Fall ist, so können Unebenheiten im Material festgestellt werden, wenn sie den zehnten, unter Umständen sogar den zwanzigsten Teil der Raum-

schwelle auf dem betreffenden tastenden Glied ausmachen. Mit Hilfe der Zungenspitze, bei der die Raumschwelle $1000\ \mu$ beträgt, lassen sich ja Ritzer in Glas von 100, in Plexiglas von $50\ \mu$ Breite feststellen. Denkt man an die Verhältnisse, wie sie sich bei Benutzung der Fingerbeere darbieten, so kommen wir zu ähnlich großen Unterschieden. Mit Hilfe der Fingerbeere lassen sich in Glas Ritzer von 200, in Plexiglas von $150\ \mu$ Breite ermitteln, was dem Zehntel bzw. Dreizehntel der Raumschwelle entspricht. Es geht also unter diesen Bedingungen das „Auflösungsvermögen“ doch beträchtlich weiter, als wenn die Tastfläche ruht. Dasselbe gilt selbstverständlich auch für den Nagel.

Weisen aber die Ritzer einen Wall auf, so geht die Leistungsfähigkeit der einzelnen Sinnesanteile noch sehr viel weiter. Bei Verwendung der Zungenspitze kommen wir, wenn Eisen in Betracht gezogen wird, auf eine Breite des Ritzers von 12, wenn die Fingerbeere benutzt wird, auf eine solche von nur $8\ \mu$ herunter. Freilich entscheidet in diesem Falle offenbar weniger die Breite des Ritzers als vielmehr der Wall. Hier scheinen schon ganz geringe Größen den Ausschlag zu geben, die bis auf $2\ \mu$ heruntergehen können.

Wie verhält sich nun auf Grund der vorliegenden Versuchsergebnisse die haptische Leistungsfähigkeit zu der optischen? Denkt man nur an die Breite der Ritzer, die sich sinnlich feststellen lassen, so kommen einander beide sehr nahe. Es handelt sich ja immer um den Wert von etwa $4\ \mu$, der beim Auge unter der Voraussetzung, daß der Gegenstand bewegt wird, unter Umständen recht erheblich unterschritten werden kann. Denkt man an die Wallhöhe, so ist eine solche von $1\ \mu$ für das Erkennen eines Ritzers ausreichend, vorausgesetzt, daß Vibrationsempfindungen ins Spiel treten. Dann aber könnte man sogar davon sprechen, daß die haptische Leistungsfähigkeit die optische übertrifft.

Zum Schluß danke ich Herrn Prof. v. Skramlik für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für die vielen Ratschläge bei ihrer Durchführung.

Zusammenfassung

Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war es, das haptische Auflösungsvermögen bei der Feststellung von Ritzern in verschiedenen Materialien, Eisen, Glas, Lindenholz, Piacyrl und Plexiglas zu prüfen. Dies mußte natürlich unter Ausschluß der Augen, aber auch der Ohren, erfolgen. Die Sinnesanteile, die benutzt wurden, waren die Zungenspitze, die Fingerbeere, der Nagel und endlich ein in der Hohlhand gehaltenes Tastinstrument. Die Versuche wurden an ebenen Platten durchgeführt, in die Ritzer verschiedener Form eingeschnitten waren. Diese unterschieden sich durch ihr Profil: Ritzer in Eisen, Lindenholz und Piacyrl besitzen einen Wall, der bei Ritzern in Glas und Plexiglas fehlt. Dies hängt vom Material bzw. der Möglichkeit seiner Bearbeitung ab. Wenn die Ritzer in ihrer Breite und Tiefe verschieden gestaltet waren, so war das zum großen Teil willkürlich herbeigeführt.

Bei diesen Untersuchungen hat es sich gezeigt, daß die Feststellbarkeit von Ritzern vor allem von deren Profil abhängt. Bei Glas und Plexiglas muß die Breite der Ritzer größer sein, wenn sie sich sinnlich feststellen lassen sollen, als in Eisen, Lindenholz und Piacyrl. Es spielt aber auch der Sinnesanteil eine Rolle. So versagt die Zungenspitze am ehesten, während sich der Nagel und das in der Hohlhand gehaltene Tastinstrument als sehr leistungsfähig erweisen.

Soweit die Breite der Ritzer als Maß für das haptische Auflösungsvermögen genommen werden kann, liegt die Grenze für Glas bei 100, Plexiglas bei 50, Lindenholz bei 15, Piacryl bei 10 und Eisen bei etwa 3μ . Das ist aber das Äußerste, was sich nach entsprechender Einübung und Erfahrung sinnlich feststellen läßt. Unter diesen Bedingungen ergibt sich etwa die zwanzigfache Überlegenheit gegenüber den Verhältnissen bei ruhender Tastfläche unter der Voraussetzung, daß die Raumschwellen als Maß genommen werden.

Entscheidet für dieses Geschehen aber der Wall des Ritzers — und das ist offenbar bei Eisen, Lindenholz und Piacryl der Fall — so geht die Leistungsfähigkeit weiter. Offenbar langt eine Wallhöhe des Ritzers von 1μ aus, um sein Erkennen zu ermöglichen.

Summary

The possibility to recognize scratches on various materials by means of tactile sensations has been investigated. As sensory organs the nail and a tactile instrument kept in the palm proved to be superior to the finger-tip and the tip of the tongue. Fine scratches on iron, wood and piacryl are recognized easier than those on glas and plexiglas. The tactile perception is more sensitive than the perception by the sense of pressure. Vibrations facilitate the tactile perception of very small uneven points on the material if the scratch is bordered by a wall. On iron scratches bordered by a wall measuring 1 micron are detected with certainty.

Résumé

La possibilité de reconnaître par le toucher des fissures dans différents matériaux a été examinée. Comme récepteur l'ongle et un instrument tactile tenu dans le creux de la main se sont révélés supérieurs à l'extrémité postérieure du doigt ou à la pointe de la langue. Des fissures fines dans du fer, du bois et du piacryl peuvent être plus facilement perçues que dans du verre ou du plexiglas. Le pouvoir de détection tactile est beaucoup plus grand que par le sens de la pression. S'il y a une irrégularité dans profil de la fissure, les vibrations facilitent la perception tactile des petites aspérités du matériel. Ainsi on peut reconnaître avec certitude dans les fissures du fer une hauteur d'aspérité d'environ 1μ .

Schrifttum

- 1 Kries, J. v., Allgemeine Sinnesphysiologie; Leipzig 1923 — 2 Skramlik, E. v., Tastsinn; Handwörterbuch der Naturwissenschaften, II. Aufl. 9 1934, S. 846 — 3 ders., Psychophysiologie der Tastsinne; Leipzig 1937, S. 81 ff. — 4 ders., Allgemeine Sinnesphysiologie; 1957, im Druck — 5 Wiener, O., Die Erweiterung unserer Sinne; Leipzig 1900 — 6 Skramlik, E. v., Handbuch der Physiologie der niederen Sinne, I. Leipzig 1926, S. 330 ff. — 7 Weber, E. H., Der Tastsinn und das Gemeingefühl in Wagners Handwörterbuch der Physiologie; 3, II, 1846, S. 481 — 8 vergl. Nagel, W. A., Handbuch der Physiologie, 3, Braunschweig 1905, S. 338 — 9 Hausmann, Th., Methodologie des Tastens in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 7, München und Berlin — 10 Kesten, W., Über die Erkennbarkeit von Materialritzern u. -rissen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1955 — 11 vergl. Hugony, A., Zschr. Biol. **96** (1935): 548 — 12 Skramlik, E. v., Persönliche Mitteilung — 13 Vierordt, C., Anatomische Tabellen, Tübingen 1893 — 14 Hocken-Baumert, U., Über die Sinnesleistungen, die durch die Nägel vermittelt werden; Med. Inaug. Diss. 1955 — 15 dies., Zschr. Biol. **108** (1956): 470 — 16 Skramlik, E. v., Zschr. Biol. **109** (1956): 1 — 17 Antrick, W., Die Begutachtung der Größe und Form von Gegenständen; Med. Inaug. Diss. Berlin 1955

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg
und der Medizinischen Universitätsklinik Mainz
(Direktor: Prof. Dr. med. K. Voit)

Über den Zusammenhang zwischen funktionellem Verhalten und strukturellem Aufbau des innervierten und des denervierten Säugermuskels

Von P. Krüger und P. G. Günther ¹⁾

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 19. April 1956

„Form und Geschehen sind unlöslich miteinander verknüpft.“ „Man kommt nicht von der Morphologie los! Das ist eine banale Weisheit, aber sie wird von manchen bisweilen vergessen.“ (Bethe 1954)

Die Folgen einer Denervierung, sei diese nun durch eine mechanische Durchtrennung oder eine andersartige Läsion des peripheren Nerven bedingt, sei sie durch eine Zerstörung der zugehörigen Neurone (z. B. Poliomyelitis; vgl. Krüger ⁷² 1952) verursacht, sind nicht nur theoretisch von Interesse, sondern auch klinisch von großer Bedeutung. Zahlreiche Untersuchungen mit reizphysiologischen, pharmakologischen und chemischen Methoden haben eine Fülle neuer Erkenntnisse gebracht. Wesentliche Fragen stehen jedoch noch immer offen ²⁾. Die Tatsache, daß bezüglich der Deutung vieler Reaktionen — von denen die Acetylcholin-Kontraktur des denervierten tetanischen Muskels eine der wichtigsten ist — noch fast unüberbrückbare Divergenzen bestehen, ist nicht zuletzt auf die Vernachlässigung morphologischer Befunde zurückzuführen. Über die der „Entartungsreaktion“ zugrundeliegenden Veränderungen im Muskel hat man bisher ebenfalls nur Vermutungen äußern können (vgl. Grosse-Brockhoff ⁴³ 1950). Wir glauben nun, im folgenden mit histologischen Methoden erzielte Ergebnisse vorlegen zu können, die zur Lösung der aufgezeigten Probleme beitragen dürften.

¹⁾ Ein Teil der dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurde mit Apparaten der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt (Kr.).

²⁾ „This whole area of muscle function has not been studied adequately“. (Kuffler ⁸⁰ 1955).

I. Die Acetylcholinkontraktur und ihre morphologischen Grundlagen

Die Bindung der 1921 von Riesser¹⁰⁷ beschriebenen „durch Azetylcholin bewirkten Erregungskontraktur des Froschmuskels“ an eine histologisch wie chemisch eindeutig charakterisierte Muskelfaserart (Faser mit „Felderstruktur“; „Fe.-Str.“) mit spezifischer Innervierung (Endtrauben) dürfte nach unseren Befunden (vgl. Krüger⁷², Günther^{44, 45} 1945, 1949; Couteaux¹³⁸ 1952) wie den Versuchen von Kuffler^{81, 82} und Mitarb. (1947 ff.) kaum noch bezweifelt werden.

Bei Vögeln wurde die Wirkung des ACh oder anderer depolarisierender Stoffe besonders am Gastrocnemius untersucht (u. a. Bovet¹³ 1949; Buttle and Zaimis²³ 1949; Ginzel^{40 42} und Mitarb. 1951 ff.). Die auf naharterielle Injektion von ACh zuerst einsetzende rasche Spannungszunahme ist von oszillierenden Aktionspotentialen begleitet. Diese hören plötzlich auf, wenn das Maximum der Spannung erreicht ist, d. h. die tonische Kontraktur ist elektrisch „still“ (Brown and Harvey²¹ 1938).

Wir (Krüger⁷³ 1953) haben darauf hingewiesen, daß bestimmte Teile dieses Muskels überwiegend aus Fasern mit „Fe.-Str.“ bestehen. Wie bei den Fröschen werden diese von feinen Nervenfasern mit Endtrauben versorgt zum Unterschied von anderen Teilen des Muskels, die fast ausschließlich Fasern mit „Fibrillenstruktur“ („Fi.-Str.“) enthalten und nur von dicken Nervenfasern mit Endplatten innerviert werden (Krüger und Günther, unveröff.).

Uneinheitlich sind die Angaben in der Literatur über die Wirkung des ACh auf normale Säugermuskeln. Positiven Befunden hinsichtlich einer tonischen Kontraktur steht die Meinung gegenüber: „Quergestreifte Muskeln von erwachsenen Säugetieren führen keine Acetylcholinkontraktur aus“ (Taugner¹²⁶ 1953). Der „normale erwachsene Säugermuskel“ würde danach eine Einwirkung von ACh nur mit einer raschen Zuckung beantworten.

Untersucht man nun die zu solchen Versuchen meist verwendeten Muskeln auf ihren histologischen Charakter, so ergibt sich, daß diese Behauptung nur für solche Muskeln gilt, die ausschließlich aus Fasern mit „Fi.-Str.“ bestehen. Diese Muskeln reagieren nach Denervierung auf ACh mit einer Kontraktur, die völlig der bei Fröschen und Vögeln beobachteten gleicht.

Diejenigen — innervierten — Säugermuskeln, welche nach verschiedenen Autoren auf ACh mit einer tonischen Kontraktur antworten, enthalten stets Fasern mit „Fe.-Str.“ (Skelettmuskeln: Wachholder¹³⁰⁻¹³³ und Mitarb. 1932—35; Kirchhoff⁷¹ 1937. — Zwerchfell: Rückert¹¹² 1931; Kirchhoff; Veigel¹²⁹ 1954; Cheymol²⁴ und Mitarb. 1955; vgl. Günther⁴⁶⁻⁴⁹ 1952—54. — Äußere Augenmuskeln: Siebeck und Krüger¹¹⁷ 1955).

Auch beim Menschen besteht ein solcher Zusammenhang zwischen der tonischen Kontraktur eines Muskels auf ACh hin und seinem Gehalt an Fasern mit „Fe.-Str.“³⁾ (vgl. Krüger, Günther und Durst⁷⁶ 1954; Günther⁵⁰ 1954).

³⁾ Solche Muskeln — wie z. B. der Biceps brachii — geben auf starke mechanische Reize einen idiomuskulären Wulst (Kühne⁷⁹ 1859; Kyrieleis⁸⁴ 1954, Abb. 34). Auerbach¹ zeigte schon 1859, daß diese „lokale idiomuskuläre Kontraktion“ sich von der Kontraktion des Muskels trennen läßt. (Vgl. Bourguignon^{71, 12} 1936, 1947: zweigipfelige Kurve; größere Chronaxie der langsamen Kontraktionskurve, vgl. Bremer¹⁵ (1932); Frosch, Gastrocnemius.)

Diese durch depolarisierende Stoffe oder galvanische Ströme hervorgerufene tonische Kontraktur der Fasern mit „Fe.-Str.“ wird beim Frosch, Vogel, Säuger und dem Menschen durch curareartige Stoffe wie auch durch Novocain selektiv gelöst oder verhindert.

II. Das sarkoplasmatische Reticulum

Die Kenntnis vom feineren Aufbau der tetanischen Muskelfaser (Faser mit „Fi.-Str.“) ist in jüngster Zeit durch die Anwendung des Elektronenmikroskops wesentlich erweitert worden. Die Photogramme von mit gepuffelter Osmiumsäure fixiertem Material zeigen ihre Zusammensetzung aus einzelnen Myofibrillen, die voneinander durch lockere, zarte, schnurartige Armbänder oder Ringe von sarkoplasmatischen Strukturen: „sarkoplasmatisches Reticulum“ getrennt sind. Dazu gesellen sich die Querschnitte der Kerne und Mitochondrien. Eingehende Untersuchungen auch von Längs- und Schrägschnitten (Bennett and Porter⁶ 1953; Ruska¹¹³ 1954; Porter¹⁰² 1954) ergaben, daß das sarkoplasmatische Reticulum ein Netzwerk um jede Myofibrille in Höhe von I und M bildet. Verbindungen von Z zu Z zwischen den Myofibrillen, zwischen Z und den Mitochondrien sowie dem Sarkolemm vervollständigen dieses Netz. Feine Fäden erstrecken sich auch längsverlaufend von Ring zu Ring (Ruska¹¹³).

Diese elektronenoptischen Untersuchungen bestätigen auch die von den Fasern mit „Fi.-Str.“ abweichende Struktur der Fasern mit „Fe.-Str.“ (Ruska^{113, 114}). Letztere (Frosch, Vogel [Abb. 5 u. 6 in: E. Ruska¹³⁹ 1956] Säuger) sind nicht fibrillär aufgebaut. Die sarkoplasmatischen Bestandteile sind in zusammenhängende Massen der kontraktile Substanz eingelagert. Die Myofilamente sind feiner als in den tetanischen Fasern.

Bennett und Porter⁶ wie auch Ruska¹¹³ haben darauf hingewiesen, daß das sarkoplasmatische Reticulum schon vor vielen Jahren von anderen gesehen worden ist. Es sei hier nur Retzius¹⁰⁴ (1881, 1890) genannt, der die genaueste Beschreibung der von ihm als „Querfadennetz“ bezeichneten Strukturen gegeben hat. Es läßt sich durch Behandeln der frischen Muskelfasern mit Goldchlorid und nachträglicher Reduktion des in die Faser eingedrungenen Goldchlorids darstellen. Derartige Beobachtungen liegen an Muskeln aus sämtlichen Wirbeltiergruppen wie des Menschen vor.

Wir selbst haben diese Befunde an Muskeln von Fröschen, Vögeln, Säugern und vom Menschen mit der gleichen Methode nachgeprüft. Das sarkoplasmatische Reticulum färbt sich dabei rot bis blauviolett. Die kontraktile Elemente bleiben ungefärbt.

Wesentlich für unsere weiteren Betrachtungen ist der Unterschied in der Ausgestaltung des sarkoplasmatischen Reticulums zwischen den beiden Muskelfaserarten. In den Fasern mit „Fe.-Str.“ ist es spärlicher ausgebildet als in den Fasern mit „Fi.-Str.“. Es stellt sich in ihnen im Querschnittsbild in Form von sehr zarten, langgestreckten bzw. gekrümmten Fäden dar. Das „Netz“ — wenn man hier überhaupt von einem solchen sprechen kann — erscheint grobmaschiger, unregelmäßiger und weniger geschlossen als in den Fasern mit „Fi.-Str.“. Die Verbindungen der kontraktile Substanz untereinander sind ausgedehnter (Krüger und Günther⁷⁸ 1956).

Die auf ACh mit einer tetanischen Zuckung antwortenden Muskelfasern unterscheiden sich von denen, die auf ACh in eine tonische Kontraktur übergehen, also nicht nur durch die Ausgestaltung (histologischer Querschnitt) der kontraktilen Substanz — „Fibrille“ bzw. „Feld“ — sondern auch durch das diese umgebende sarkoplasmatische Reticulum. Nach den elektronenoptischen Bildern wie unseren Goldpräparaten sind die Myofibrillen in den Fasern mit „Fi.-Str.“ — den tetanischen Fasern — von dem in seiner Gänze „membranartig“ angeordneten sarkoplasmatischen Reticulum umhüllt ⁴⁾.

„Jeder Stoff, welcher von der Fibrille ausgeschieden oder von ihr aufgenommen wird, hat sich“ aber, wie G. R. Wagner ¹³⁴ bereits 1883 ausgeführt hat, „mit der interfibrillären Substanz abzufinden. Jeder auf die Fibrille wirkende Reiz berührt erst sie und dann erst die Fibrille.“

In den Fasern mit „Fe.-Str.“ — den tonischen Fasern — fehlt eine so weitgehende Unterteilung und „membranartige“ Umhüllung der kontraktilen Elemente durch das sarkoplasmatische Reticulum.

Aus der Tatsache, daß einerseits bei der Zuckung einer normalen Faser mit „Fi.-Str.“ die Erregung von der Endplatte bzw. vom Sarkolemm mit außerordentlich großer Geschwindigkeit durch die Faser weiter geleitet wird, wie aus dem Umstand, daß andererseits die tonische Kontraktur einer Faser mit „Fe.-Str.“ vor allem in der Erschlaffungsphase sehr stark verlangsamt ist, kann geschlossen werden, daß die unterschiedliche Anordnung des sarkoplasmatischen Reticulums für die verschiedenartige Erregungsausbreitung und -rückbildung in den beiden Muskelfaserarten von maßgeblicher Bedeutung ist. Wenn nun die tetanischen Muskelfasern als Folge der Denervierung ein „tonisches“ Verhalten annehmen, sollte sich diese funktionelle „Metamorphose“ auch in einer morphologischen Umgestaltung, d. h. also einer Reduzierung bzw. Zerstörung des sarkoplasmatischen Reticulums dokumentieren. Da der tenotomierte tetanische — gleichfalls atrophierte — Muskel seine frühere Reaktionsfähigkeit behält, müßte in ihm das Reticulum erhalten bleiben.

Um diese Arbeitshypothese auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen, haben wir Denervierungsversuche wie auch Durchschneidungen der Achillessehne

am Gastrocnemius (mit Soleus) der weißen Ratte durchgeführt.

Den etwa 150—200 g schweren weiblichen, aus gleicher Zucht stammenden Tieren ⁵⁾ wurde in Nembutalnarkose im Bereich des Kniegelenks ein etwa 5 mm

⁴⁾ Die Unterschiede im histologischen Bild gegenüber den elektronenoptischen Aufnahmen erklären sich durch die erheblich größere Dicke des ersteren (mündliche Mitteilung von Ruska).

⁵⁾ Herrn Dr. Quadbeck (Max-Planck-Institut f. med. Forsch., Heidelberg) danken wir für die Unterstützung bei der Beschaffung der Tiere und der Durchführung der Operationen in seiner Abteilung, Herrn Pfandtke für seine unermüdliche sorgfältige präparatorische Hilfe wie Pflege der Tiere.

langes Stück aus dem Nerv herausgeschnitten. Die Wunde heilte in jedem Fall reizlos. In Abständen von 4, 7, 10, 14, 17, 21, 28, 35, 42, 49 und 60 Tagen nach dem Eingriff wurden nach Entbluten der Tiere in Äthernarkose Stücke aus beiden freipräparierten Muskeln entnommen, in Goldchlorid (0,5 %ig) vorsichtig zerzupft und für 20—30 min darin gelassen. Nach kurzem Abspülen in aqua dest. blieb das Material für 12—16 Std. (meist über Nacht) in 1 %iger Ameisensäure liegen. Andere Teile der Muskeln wurden in „Susa“, der Rest in 20 %igem neutralen Formol fixiert. Nach Einbetten in Paraffin wurden von den vergoldeten Muskelstückchen dünne (5,3 und 1 μ) Quer- und Längsschnitte angefertigt.

Die Tenotomie (Achillessehne) wurde unter den gleichen Vorsichtsmaßnahmen durchgeführt. Es wurde ein 3—4 mm breites Stück der Sehne abgeschnitten. Schont man bei der Freilegung der Sehne die beiden neben ihr in der Tiefe verlaufenden Venen, so treten nennenswerte Blutungen nicht auf. Die Muskeln wurden nach 1, 2, 4 und 8 Wochen entnommen und in der eben angegebenen Weise behandelt.

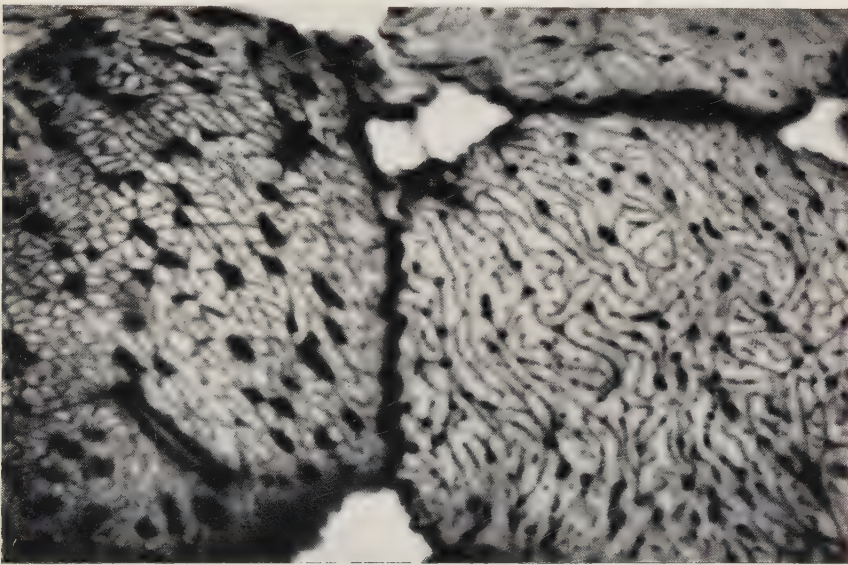


Abb. 1. *Rana esculenta*, Ileofibularis, aus dem „Tonusbündel“: links Faser mit „Fibrillenstruktur“ (netzartige Ausbildung des sarkoplasmatischen Reticulums; Kern und größere Mitochondrien), rechts Faser mit „Felderstruktur“ (Verbindungen der kontraktile Substanz untereinander ausgedehnt, sarkoplasmatisches Reticulum bildet kein „Netz“; kleine Mitochondrien). Vergrößerung 2000 : 1.

Bisher beschränkten sich die histologischen Untersuchungen denervierter Säugermuskeln — soweit sie die Muskelfasern selbst betrafen — auf Veränderungen in der Querstreifung oder des Muskelfaserdurchmessers. Aus ihren Ergebnissen lassen sich kaum Schlüsse auf den Wandel im funktionellen Verhalten der tetanischen Fasern nach Denervierung ziehen.

Um die Unterschiede des sarkoplasmatischen Reticulums in den Fasern mit „Fi.-Str.“ und denen mit „Fe.-Str.“ des normalen Muskels besonders eindrucksvoll zu demonstrieren — die Verhältnisse bei den Säugetieren sind sehr viel feiner als bei den Amphibien — sei zunächst eine Abbildung

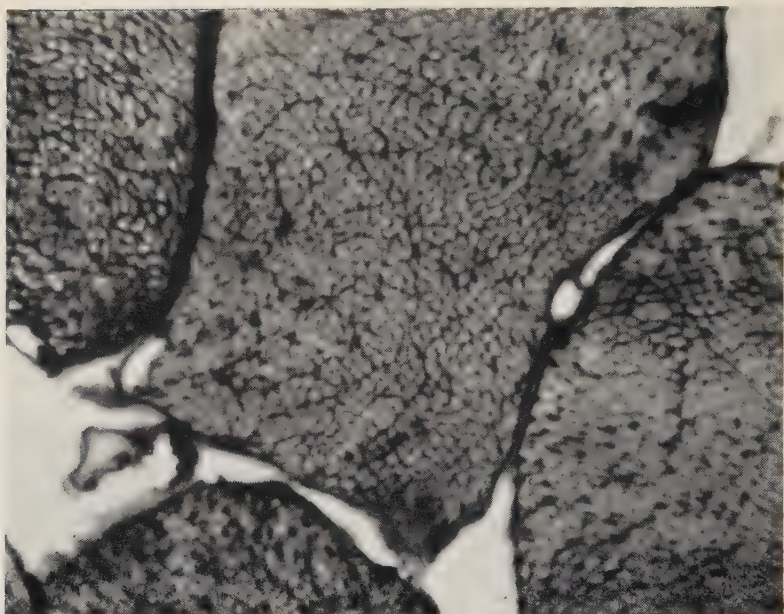


Abb. 2. Weiße Ratte, M. gastrocnemius. Fasern mit „Fibrillenstruktur“ zeigen deutlich die netzartige Ausbildung des sarkoplasmatischen Reticulums (dunkel). Vergrößerung 2000 : 1.



Abb. 3. Weiße Ratte, M. soleus. Fasern mit „Felderstruktur“. Faseranschnitte zeigen weitgehende Verbindungen der kontraktilen Substanz (hell) untereinander; sarkoplasmatisches Reticulum bildet kein „Netz“ (vgl. Abb. 1). Vergrößerung 2000 : 1.

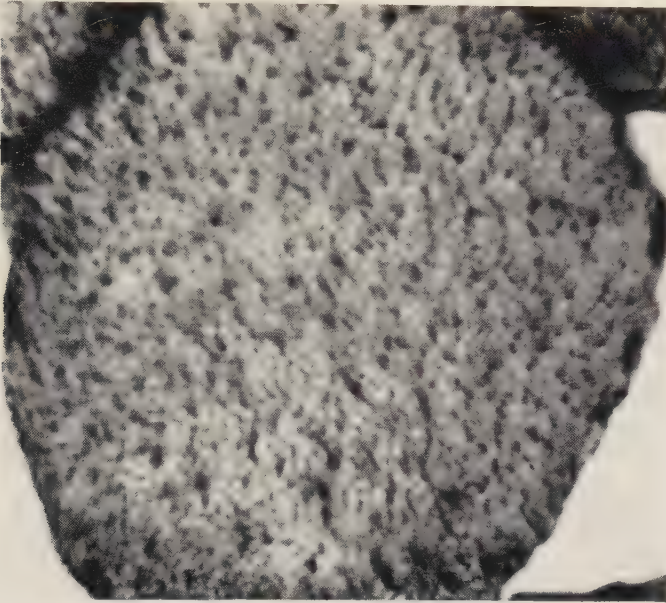


Abb. 4. Weiße Ratte, *M. gastrocnemius*, 17 Tage denerviert. Faser mit „Fibrillenstruktur“ zeigt stellenweise noch Reste des ursprünglichen „Netzes“ des sarkoplasmatischen Reticulums, an anderen Orten bereits „Verbindungen“ der kontraktile Substanz untereinander. Vergrößerung 2000 : 1.

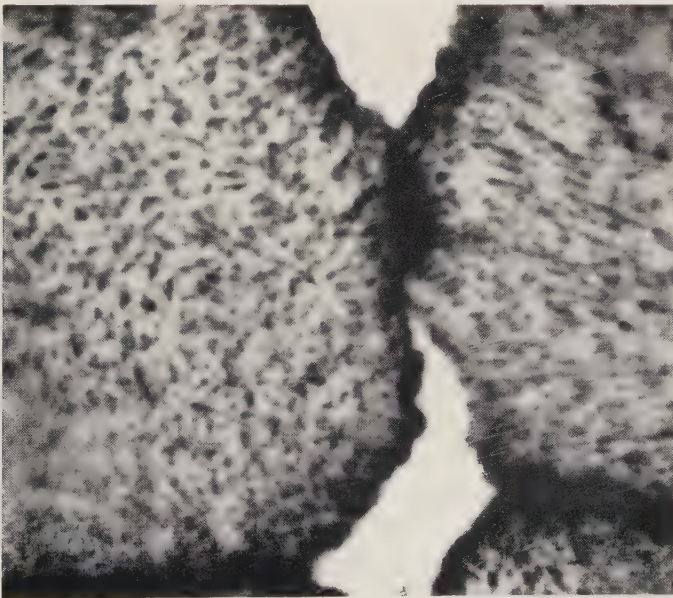


Abb. 5. Weiße Ratte, *M. gastrocnemius*, 60 Tage denerviert. Faser mit „Fibrillenstruktur“: Das ursprüngliche „Netz“ des sarkoplasmatischen Reticulums ist aufgelöst, das Bild ähnelt dem des normalen *M. soleus* (vgl. Abb. 3). Vergrößerung 2000 : 1.

eines Querschnittes aus dem „Tonusbündel“ des Ileofibularis des Frosches⁶⁾ vorangestellt. Im übrigen dürften die Mikrophotos⁷⁾ von den normalen Säugermuskeln — in den Fasern mit „Fi.-Str.“ des Gastrocnemius ein deutliches „Netz“, in den Fasern mit „Fe.-Str.“ des Soleus ein weitgehender Zusammenhang der kontraktilen Substanz untereinander — für sich sprechen⁸⁾.

Aus der Bildserie von denervierten Fasern, die einen allmählichen Schwund des sarkoplasmatischen Reticulums erkennen läßt, haben wir nur zwei Aufnahmen ausgewählt: eine von einem Gastrocnemius nach 17 Tagen Denervierungsdauer, die andere nach 60 Tagen. Während in der Faser vom 17. Tag noch Reste des ursprünglichen „Netzes“ wahrzunehmen sind, ist es nach 60 Tagen zu einer dichten Berührung — ob Verschmelzung kann mit dem Lichtmikroskop nicht entschieden werden — der Myofibrillen gekommen. Das Bild ähnelt jetzt dem des normalen Soleus. Die ersten Veränderungen, die sich histologisch fassen lassen, treten 10—14 Tage nach der Denervierung auf.

Nach Tenotomie lassen sich keine Veränderungen feststellen.

III. Die Reaktion des denervierten tetanischen Muskels

Was bedeutet nun diese histologische Annäherung der Fasern mit „Fi.-Str.“ des tetanischen *M. gastrocnemius* an die morphologische Beschaffenheit der Fasern mit „Fe.-Str.“ des *M. soleus* nach der Denervierung?

Eine Stellungnahme zu dieser Frage kann nur an Hand der in der Literatur niedergelegten experimentellen Erfahrung erfolgen. Aus der großen Zahl von reizphysiologischen Untersuchungen an denervierten Muskeln können hier nur einige Beobachtungen, die u. E. zur Lösung der eingangs gestellten Fragen wesentlich sind, herausgegriffen werden.

Bis in die jüngste Zeit noch (*Philippot et Dallemagne*⁹⁹ 1953) wurde die Reaktion des denervierten Säugermuskels auf ACh mit dem Verhalten innervierter — gemischter! — Frosch- und Vogelmuskeln⁹⁾ gleichgesetzt (*Gasser and Dale*³⁹ 1926; *Dale and Gaddum*²⁷ 1930; *Brown*¹⁹ 1937; *Zaimis*¹³⁷ 1951).

⁶⁾ Dieses Photo zeigt eindringlichst, daß gemischte Froschmuskeln, wie z. B. auch der *Rectus abdominis*, kein geeignetes Material sind, um die Vorgänge bei der tetanischen Kontraktion „des“ Muskels zu untersuchen (vgl. *Kuffler and Williams*⁸³ 1953).

⁷⁾ Für die Unterstützung bei der Herstellung der Mikrophotogramme sagen wir Herrn Dr. med. G. Kuhlmann, Med. Univ.-Klinik und Fr. Dahm, Pathol. Inst. der Univ. Mainz unseren herzlichsten Dank.

⁸⁾ Weitere Abbildungen von der Ausgestaltung des sarkoplasmatischen Reticulums in den Fasern mit „Fi.-Str.“ bzw. mit „Fe.-Str.“ bei Amphibien, Vögeln, Säugern und vom Menschen finden sich in *Krüger und Günther*⁷⁸. Eine Zusammenstellung von Mikrophotogrammen, welche die „Fi.-Str.“ und die „Fe.-Str.“ („Susa“-Präparate, gefärbt oder Phasenkontrast) beim Säuger und Menschen zeigt, in *Krüger und Günther*⁷⁷ und *Günther und Krüger*⁵¹ (1955).

⁹⁾ *Brown u. Harvey*²¹ stellten am denervierten Gastrocnemius des Huhns eine Empfindlichkeitssteigerung um etwa das 10 fache für die Zuckung fest. Die Unterscheidung zwischen dem scharfen initialen Spannungsanstieg und der folgenden Aufrechterhaltung der Spannung ist weniger deutlich als beim innervierten Muskel. *Ginzel*⁴⁰⁻⁴² und Mitarb. bestätigten dies für den Gastrocnemius

Wichtig ist dabei die Beobachtung von *Brown* wie auch von *Zaimis*, daß die zuerst auf ACh bzw. C 10 einsetzende Zuckung von fortgeleiteten Aktionspotentialen begleitet ist, diese aber mit dem Beginn der langsamen Kontraktur einen raschen Abbruch erfahren.

Rosenblueth und *Lucco*¹¹¹ (1937) fanden an verschiedenen Katzenmuskeln, daß 5—6 Tage nach der Denervierung selbst hohe Dosen von ACh in der Hauptsache oder ausschließlich Zuckungen hervorrufen. Nach 8—12 Tagen treten deutlichere Kontrakturen in Erscheinung. Ihre Höhe entspricht aber nur der der Zuckungen. Sind 15—30 Tage seit der Nervendurchschneidung verflossen, lassen sich nur noch kleine Zuckungen erhalten. Große Dosen von ACh haben jetzt starke Kontrakturen zur Folge. Es scheint also — so urteilen die Autoren —, daß die Empfindlichkeit der Reaktion auf ACh in Form einer Kontraktur sich langsamer entwickelt als die Antwort mit einer Zuckung und daß die Steigerung der Kontrakturen gleichzeitig mit der Abnahme der Zuckungen einhergeht.

Das würde sich mit unseren histologischen wie den noch zu referierenden chemischen Befunden (s. S. 51) decken.

Nach *Reid* und *Williams*¹⁰³ (1949) reduziert Curare die Antwort des denervierten Tibialis anterior der Katze auf ACh zum großen Teil, ohne aber die Fibrillierungen zu beeinflussen. Diese setzen erst am 5. Tag ein, wenn die Empfindlichkeit einen hohen Grad erreicht hat.

Harris und *Whiting*⁵⁴ (1954) beobachteten an embryonalen Fischmuskeln, in denen noch keine Endplatten ausgebildet sind — die sich also gleichsam im Zustand denervierter tetanischer Muskeln befinden —, daß d-TC wie auch Physostigmin ohne Einfluß auf die rhythmischen Kontraktionen der Rumpfmuskeln (Fasern mit „Fi-Str.“) sind. ACh beschleunigt sie¹⁰).

Nach *Dallemagne*²⁸ (1953) ist der denervierte Katzenmuskel durch direkte Reize erregbar. Daran ändert auch vorherige Injektion von Curare nichts. Wenn aber andererseits die ACh-Reaktion (Zuckung und Kontraktur) des denervierten Katzenmuskels durch Curare unterdrückt wird (*Brown*¹⁹), so spricht dies für die Annahme von *Blair*¹⁰ (1938), daß ACh die Muskelfaser nicht durch den gleichen Mechanis-

der Taube: „Die Empfindlichkeit für erregende Stoffe ist gesteigert, die für lähmende Stoffe bleibt gleich oder ist herabgesetzt.“

Die Empfindlichkeitssteigerung geht offensichtlich auf die umgewandelten Fasern mit „Fi-Str.“ des gemischten Muskels zurück.

Amyl-trimethylammonium, das nach *Philipött* und *Dallemagne*⁹⁹ am Rectus des Frosches und „den“ Muskeln — d. h. dem Gastrocnemius — der Taube und des Hühnchens eine Kontraktur erzeugt, ruft am denervierten Gastrocnemius des Hundes eine starke Kontraktur hervor. Ebenso wirkt auch C 10. — Bei diesen Untersuchungen von *Dallemagne* und Mitarb. ist zu beachten, daß die Denervierung (7—12 Tage) einmal am Soleus der Katze (frz. *muscle soléaire*; «*muscle rouge*») — nach unseren histologischen Befunden ein gemischter Muskel, der auch nach den Autoren unter dem Einfluß von depolarisierenden Substanzen starke Kontrakturen gibt, d. h. wie ein tonischer Muskel reagiert — zum anderen aber am Gastrocnemius (frz. «*soléaire*»; «*muscle rouge*») des Hundes — nach unseren Kenntnissen einheitlich aus Fasern mit „Fi-Str.“ bestehend, d. h. einem tetanischen Muskel — vorgenommen wurde.

¹⁰⁾ *Brinley*¹⁶ (1954) kam bezüglich der Wirkung von Physostigmin auf noch nicht innervierte Fischmuskeln zum gleichen Ergebnis. Nach ihm ruft aber auch ACh keine Reaktion hervor (vgl. *Riesser*¹⁰⁸ 1949: Physostigmin ohne Wirkung auf die Zuckungshöhe des denervierten Muskels).

mus erregt, wie es direkte elektrische Reize tun (vgl. Fatt and Katz³¹ 1951).

Buchthal und Kahlson²² (1946) schließen aus der Aufhebung der gesteigerten Empfindlichkeit des denervierten Muskels gegen ACh durch Curare, daß mindestens ein Teil der Endplatten auch nach so langer Zeit noch funktionsfähig ist.

Ein Urteil darüber abzugeben, ob bei der Denervierung eines rein tetanischen Muskels sämtliche Endplatten nach einiger Zeit zugrunde gehen oder diese z. T. erhalten bleiben, ist beim heutigen Stand der Beobachtungen nicht möglich, weil die Ergebnisse der histologischen Untersuchungen (Nachweis der Cholinesterase: Methode von Koelle) sich widersprechen (vgl. Coërs²⁵ 1953; Snell and McIntyre¹¹⁹ 1955).

Nach den chemischen Bestimmungen der ChE von Brooks^{17, 18} (1952) und Mitarb. bestehen sowohl artliche Unterschiede (Meerschweinchen, Ratte) wie auch solche zwischen den einzelnen Muskeln einer Tierart (Meerschweinchen: Serratus anterior, Gastrocnemius). Brooks und Chipman¹⁷ betonen, daß dieses Verhalten der ChE kaum Ursache der Überempfindlichkeit beider Muskeln des Meerschweinchens gegen ACh sein kann. Dem stünden auch die Befunde von Brown, Burns und Feldberg²⁰ (1948) entgegen, wonach die rasche Zuckung des Tibialis anterior der Katze auf i. a. injiziertes ACh nach Ausschaltung der ChE mit Diisopropyl-fluorophosphat kaum beeinflusst, die Kontraktur dagegen verstärkt und verlängert wird. Wenn tatsächlich der größte Teil des Enzyms in der Endplattenzone lokalisiert sein sollte, so sei schwer einzusehen, wie eine solch kleine lokale Reduktion seines Gesamtgehaltes die enorme Empfindlichkeitssteigerung des denervierten Muskels auf ACh verursachen soll (Brooks and Myers¹⁸; vgl. Reid and Williams¹⁰³).

Für unsere Beobachtungen wichtig ist ferner die Angabe von Lüllmann und Brunner⁸⁷ (1954), daß der denervierte Serratus lateralis der Ratte (Fasern mit „Fi.-Str.“) auf ACh in eine Kontraktur übergeht. Der tenotomierte Muskel reagiert aber auf ACh wie auch auf C 10 wie der normale Muskel.

Die gleichen Befunde am denervierten bzw. tenotomierten Tibialis anterior der Katze erhoben auch Jewell und Zaimis⁶⁷ (1954). Der tenotomierte Muskel zeigte nur eine geringe Empfindlichkeitssteigerung gegenüber C 10. In einer jüngst erschienenen Arbeit (1956) berichteten Reznik und Gerebtzoff¹⁰⁵, daß nach Tenotomie die ChE in der myoneuralen Verbindung nicht verändert wird im Gegensatz zum Einfluß der Denervierung.

IV. Die Bedeutung der Änderungen im Stoffbestand des tetanischen Muskels nach Denervierung

Zu den besonders in letzter Zeit zur Lösung der Frage über die Folgen einer chronischen Denervierung auf den quergestreiften Skelettmuskel herangezogenen Muskeln gehört das Zwerchfell. Es sei hier nochmals bemerkt, daß es sich bei ihm über alle Zweifel um einen gemischten Muskel handelt (Günther^{46, 47}; vgl. auch Lüllmann und Brunner⁸⁷). Muscholl und Lüllmann⁹² (1955) ziehen aus ihren Beobachtungen folgende Schlüsse:

„Die Reaktionen des Muskels zeigten eine charakteristische Abhängigkeit von der Denervationsdauer. ACh verursachte eine Verminderung der Hubhöhe elektrisch ausgelöster Einzelzuckungen, Kontraktur und Kontraktur-Rückstand“. Sie berichteten weiter, daß sie die Angaben von *Sola* und *Martin*¹²⁰ (1953) über die anfängliche Hypertrophie des denervierten Halbdiaaphragmas bestätigen konnten. Sie folgern daraus, daß „zumindest am Rattenzwerchfell“ zwischen der Eigenschaft des denervierten Muskels, auf ACh mit einer Kontraktur zu antworten, und der Atrophie des Muskels keine Abhängigkeit besteht. Nach dem Auftreten der Fibrillierungen vom 2. Tag an kommt es zu einem Gewichtsanstieg bis zum 8. Tag. *Lüllmann* und *Muscholl*⁸⁸ (1955) geben an, daß das Maximum des Gewichtsanstiegs (38 %) bereits am 5. Tag erreicht ist, der Muskel danach an Gewicht abnimmt (Ausgangswert am 20. Tag), „um dann in das atrophische Stadium überzugehen“¹¹). Die Denervationsatrophie könne nicht ursächlich auf das Fibrillieren des Muskels zurückgeführt werden (*Muscholl* und *Lüllmann*; vgl. *Solandt, de Lucy and Hunter*¹²⁹ 1943/44).

Wir glauben auf Grund von Beobachtungen über die chemischen Änderungen (s. u.) in tetanischen Muskelfasern wie auch unserer eigenen Befunde nach der Denervierung, daß die Folgen einer solchen das Fibrillieren verursachen.

Bei einer Darlegung der Änderungen im Stoffbestand des tetanischen Muskels nach Denervierung oder Tenotomie soll zunächst über das Verhalten des Glutathions an Hand einiger älterer Arbeiten berichtet werden.

Matsumori und *Okuda*⁹¹ (1930) hatten festgestellt, daß im Gastrocnemius und Biceps des Kaninchens wie im Gastrocnemius der Katze rund 44–68 % weniger Glutathion enthalten sind als im Soleus (Kaninchen, Katze) und Semitendinosus (Kaninchen). Beides sind stark tonisch reagierende Muskeln (reich an Fasern mit „Fe.-Str.“). *Okuda*⁹⁷ (1930) untersuchte daraufhin den Einfluß der Denervierung (Gastrocnemius und Soleus, Kaninchen). Der Gehalt an Glutathion stieg bereits nach 3 Tagen um 12 % gegenüber den normalen Partnern, nach 20 Tagen sogar um 72 %. Auch *Date*²⁹ (1931) beobachtete eine starke Vermehrung des Glutathions nach Denervierung.

Nach *Lehnartz*⁸⁵ (1952) geht eine Zelle, die ihren Energiebedarf nicht mehr durch oxydative Prozesse sicherstellen kann, zur Energiedeckung aus hydrolytischen Vorgängen über, also — da das Glutathion in der

¹¹) Die atrophischen Vorgänge an denervierten Muskeln — d. h. an den Fasern mit „Fi.-Str.“ — sind zweifellos komplexer Natur. Einfache Gewichtsbestimmungen geben keinen Maßstab dafür. Nach *Sunderland* und *Ray*¹²⁵ (1950), welche die Veränderungen an Muskeln von 36 Exemplaren des Fuchskusu (*Trichosurus vulpecula* Kerr.) vom 9.–485. Tag nach der Nervdurchschneidung untersuchten, gibt die Reduktion des Faserdurchmessers ein zutreffenderes Bild von der Schwere der Atrophie als der Gewichtsverlust des Muskels. *Thomson*¹²⁷ (1955) hat gezeigt, daß die beiden Hälften des Rattenzwerchfells sich nach der Denervierung ganz unterschiedlich verhalten (Trocken- und Feuchtgewicht, Wasser- und Kreateingehalt). Sie lehnt die Bezeichnung „Hypertrophie“ ab. *Stewart*¹²⁴ (1955) fand — allerdings ohne konsequente Trennung der beiden Hälften — im denervierten Halbdiaaphragma der Ratte zunächst eine Zunahme im absoluten Gehalt an sarkoplasmatischem wie kontraktilen Eiweiß, erst später eine sehr starke Abnahme der beiden Fraktionen.

Der Anstieg im Wassergehalt ist offenbar bereits Ausdruck der beginnenden Atrophie infolge der Denervierung (vgl. *Fischer* und *Ramsey*³⁷ 1946; *Hettinger* und *Müller-Wecker*⁵⁶ 1954; *Jarcho*⁶⁵ und Mitarb. 1954; *Baldwin*³ und Mitarb. 1952).

Sulphydrylform (SH-) vermutlich als Aktivator des Kathepsins und der katheptischen Carboxylpeptidase fungiert — offenbar zu einem Eiweißabbau.

Eine solche Abnahme im Eiweißgehalt zeigt sich in einem Verlust an Sarkoplasma (u. a. sarkoplasmatisches Reticulum, s. S. 43; vgl. *Sunderland* und *Ray*¹²⁵) und wurde unter Anwendung elektrophoretischer Methoden an denervierten Kaninchenmuskeln von *Crépac*²⁶ (1949), *Fischer*³⁵ und Mitarb. (1949) und *Haan*⁵² (1953) gefunden.

Parallel mit den Veränderungen im Eiweißgehalt (Myogene: *Crépac*; *Fischer*³⁴ 1948) gehen auch solche an Fermenten vor sich (vgl. *Bailey*² 1954). Soweit untersucht nimmt der Gehalt in der ersten Zeit nach der Denervierung bei einzelnen Fermenten (Muskelphosphorylase, Hexokinase: *Humoller*^{60, 61} und Mitarb. 1951, 1952) zu oder bleibt konstant (Aldolase: *Fischer*³⁴), bei anderen erfolgt von Anfang an eine starke Abnahme (Glykogenphosphorylierung: *Varga*¹²⁸ und Mitarb. 1950; *Schönfelder*¹¹⁵ 1935). Die Reduktion an Succinodehydrogenase ist offenbar an die Verminderung der Cytochromoxydase gebunden. Es spielt dies nach *Humoller* und Mitarb. vermutlich eine bedeutsame Rolle bei der Atrophie (vgl. *Ware*¹³⁵ 1954, s. S. 54; vgl. Aufgabe des Glutathions).

Wie *Thomson*¹²⁷ am denervierten Halbdiaaphragma der Ratte, so beobachteten auch *Ferdman*³² und Mitarb. (1952) nach Denervierung von Kaninchenmuskeln eine Verminderung des Gehaltes an Kreatin- wie Adenosinphosphat. Die eingehendsten Untersuchungen über den Verlust des denervierten tetanischen Muskels (Gastrocnemius, Ratte) an den energiereichen organischen P-Verbindungen führten *Mandel*⁸⁹ und Mitarb. (1953) durch. Das Kreatinphosphat nimmt vom ersten Tag an ab, die ATP nach der 1. Woche. Einen solchen Zusammenhang von Phosphatgehalt und funktionellem Verhalten nach Denervierung („Entartungsreaktion“: verlangsamte Kontraktion, zunehmende größere Chronaxie) hat *Nachmansohn*⁹³ an Frosch- und Krötenmuskeln bereits 1929 festgestellt (vgl. *Ling* und *Gerard*⁸⁶ 1949).

Aus den wenigen Angaben über Änderungen im Stoffbestand der tetanischen Muskelfasern nach Tenotomie (*Fischer*^{35, 37}) sei nur berichtet, daß nach Denervierung (Gastrocnemius, Kaninchen) das Myosin sich in stärkerem Maße vermindert als nach Tenotomie. Der tenotomierte Muskel verkürzt sich, zeigt aber keine Fibrillierungen. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist, daß die Abnahme an Nichteiweiß-N — d. h. im wesentlichen an Kreatinphosphat — im tenotomierten Muskel nur halb so groß ist wie im denervierten Partner: 8 % bzw. 15 %.

Ein Vergleich der Veränderungen im Stoffbestand des tetanischen Muskels nach Denervierung mit dem normaler gemischter Muskeln, die also auch Fasern mit „Fe.-Str.“ enthalten, ist mangels entsprechender Untersuchungen nur beschränkt möglich (vgl. *Krüger*⁷²).

Mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit kann gesagt werden, daß die normalen Fasern mit „Fe.-Str.“ gegenüber denen mit „Fi.-Str.“ einen geringeren Gehalt an Gesamt-N, Glykogen und Milchsäure [vgl. *Schaefer*¹⁴⁰ 1955], Gesamt-, Kreatin-⁷²) und Adenosintriphosphorsäure wie Lipoidphosphor (dies auch histologisch nachweisbar: *Ortmann*⁹⁸ 1951; bes. *Couteaux*¹⁴¹ 1956) aufweisen, demgegenüber aber über ein stärkeres Reduktionsvermögen (u. a. höherer Gehalt an Glutathion) verfügen.

¹²⁵) Vgl. *Martino*⁹⁰ (1928): Kaninchen Biceps femoris \gg Soleus; Taube Pectoralis $>$ Hüftmuskel (vgl. *Nel*⁹⁴ 1940).

Auch in dieser Beziehung also ähneln zweifellos die denervierten Fasern mit „Fi.-Str.“ den normalen Fasern mit „Fe.-Str.“. Eine Übereinstimmung mit den unter dem Einfluß einer Tenotomie stehenden Fasern mit „Fi.-Str.“ ist offenbar nicht vorhanden.

V. Warum reagiert nun der denervierte tetanische Muskel auf ACh mit einer tonischen Kontraktur und welche Vorstellungen über die Erregungsausbreitung in den normalen Muskelfasern lassen sich aus den hier mitgeteilten und referierten Befunden entwickeln?

Die im vorstehenden geschilderten Veränderungen der Fasern mit „Fi.-Str.“ nach Denervierung in histologischer wie stofflicher Hinsicht gleichen diese funktionell den innervierten Fasern mit „Fe.-Str.“ an, deren spezifische Reaktion auf denselben Grundlagen beruht.

Die histologischen Befunde scheinen uns nun aber auch eine Erklärung für die Erregungsausbreitung in den normalen Fasern mit „Fi.-Str.“ zu liefern. Die Darlegung dieser Vorstellungen läßt sich nicht von der des ursprünglichen Problems dieser Untersuchung trennen. Auch hier muß auf die Ergebnisse anderer Autoren zurückgegriffen werden.

Huxley und Taylor^{63, 64} (1955) haben sehr wichtige Untersuchungen über eine lokale Erregung der Querstreifen isolierter Froschmuskelfasern gemacht.

Sie verwendeten zur Depolarisation sehr schmaler Bezirke der Faseraußenfläche Mikropipetten, die mit isotonischer NaCl-Lösung gefüllt waren. Die Reizung erfolgte mit Stromstößen von $\frac{1}{2}$ sec Dauer. Geschah dies gegenüber A, so erfolgte keine Kontraktion. Lag die Pipette fest gegenüber I mit Z in seiner Mitte, so verkürzte sich der I-Bezirk um etwa $10\ \mu$ einwärts von der Oberfläche der Faser. Benachbarte I-Streifen ($1\text{--}1,5\ \mu$ einwärts von der zentralen Z-Linie entfernt) wurden passiv gedehnt.

Die Autoren erinnern an die Ausführungen von A. V. Hill⁷⁵ (1949, 1950), nach denen die normale Diffusion eines chemischen Stoffes zu langsam verläuft, um die Geschwindigkeit, mit welcher die Kontraktion im Innern der Muskelfaser abläuft, zu erklären.

Huxley und Taylor halten es für sehr wahrscheinlich, daß der Einfluß der Membrandepolarisation mittels der „Z-Membran“ auf die kontraktile Myofibrillen übertragen wird. Sie berufen sich dabei auf Angaben in der Literatur, wonach Z sich kontinuierlich über die Faser erstreckt und an der Innenfläche des Sarkolemmes befestigt sei.

Tatsächlich wird aber die funktionelle „Einheit“ der Myofibrillen in einer tetanischen Faser (mit „Fi.-Str.“) durch das sarkoplasmatische Reticulum hergestellt. Das wird durch die elektronenoptischen Befunde wie unsere hier vorgelegten Ergebnisse der Untersuchung über die Veränderungen unter dem Einfluß der Denervierung bewiesen.

Das endoplasmatische Reticulum parenchymatöser und bindegewebiger Zellen (Porter^{101, 102}) wie auch das ihm entsprechende sarkoplasmatische Reticulum (Ruska¹¹³) sind „tubulär“ ausgebildet¹³).

¹³) G. E. Palade hält es für möglich, daß dem Reticulum der Zelle eine Bedeutung beim intrazellulären Stofftransport zukommt (Ref. in: Angew. Chemie 68 [1956]: 122).

Unsere Auffassung, daß das sarkoplasmatische Reticulum ein Übermittlungssystem darstellt¹⁴⁾ und durch seine Verbindungen von der Endplattenregion wie dem Sarkolemm zu dem Z-Streifen der Myofibrillen erregungsübertragend wirkt, ist mindestens morphologisch begründet. Hierdurch wird die rasche Zuckung der Fasern mit „Fi.-Str.“ gewährleistet. Die Fasern mit „Fe.-Str.“ besitzen diese Möglichkeit nicht. Ihre Reaktion auf Reize ist wesentlich langsamer, und der Ruhezustand kann erst nach längerer Zeit wieder hergestellt werden. Vielleicht spielen hier Diffusionsvorgänge eine Rolle. Das gilt auch für die denervierten Fasern mit „Fi.-Str.“.

Wie schon früher dargelegt (Krüger⁷²⁾, erklären sich die von Katz⁶⁹ (1948) angegebenen Unterschiede in den elektrischen Eigenschaften der Fasern des Adductor magnus (rein tetanisch) und des Ext. longus dig. IV des Frosches offenbar dadurch, daß in letzterem Fasern mit „Fe.-Str.“ enthalten sind. Sicherlich ist auch der Durchmesser der Fasern von Einfluß auf diese Eigenschaften. Die für den gemischten Muskel angegebenen Grenzwerte liegen aber weit über bzw. unter den für den tetanischen Adductor ermittelten. Vergleicht man nun die Ergebnisse von Katz mit denen von Nicholls⁹⁶ (1956) am normalen wie denervierten Sartorius (rein tetanisch!) erhaltenen, so findet man u. E. auch hier Hinweise für die Umwandlung des tetanischen Wirbeltiermuskels in einen „tonischen“ nach Denervierung. Die Differenzen zwischen den Werten (Längen-, Zeitkonstante, Membrankapazität, Membranwiderstand, innerer Widerstand) für den tetanischen und gemischten bzw. für den normalen tetanischen und denervierten Muskel bewegen sich in gleicher Richtung und Größenordnung.

Nach Nicholls hängt die erhöhte Empfindlichkeit der denervierten Muskelfaser auf Ströme von 2 Faktoren ab: a) dem hohen Membranwiderstand — er bedeutet, daß weniger Strom notwendig ist, um eine bestimmte Depolarisation hervorzurufen — und b) der Tatsache, daß eine kleinere Depolarisation (ΔV) erforderlich ist, um ein fortgeleitetes Spitzenpotential zu erzeugen. Die erheblich gesteigerte Empfindlichkeit gegen ACh müsse aber noch andere Ursachen haben.

Neben der mehr oder weniger raschen Zerstörung des sarkoplasmatischen Reticulums in den Fasern mit „Fi.-Str.“ nach der Denervierung treten zweifellos auch Änderungen in der Beschaffenheit des Sarkolemm ein.

Kuffler und Williams⁸³ haben gezeigt, daß die raschen Muskelfasern des Frosch-Sartorius — d. h. die Fasern mit „Fi.-Str.“ — ein Ruhepotential von 90–95 mV besitzen. Demgegenüber ergaben Messungen an den langsamen Fasern des Ileofibularis — d. h. den Fasern mit „Fe.-Str.“ — Werte um 60 mV, wobei aber 70 mV niemals erreicht wurden.

A. L. Bennett⁵ (1953) und Mitarb. bestimmten das normale Membranruhepotential in tieferen Fasern des Tibialis anterior der weißen Maus zu rund 100 mV. Nach Denervierung (Ware¹³⁶ und Mitarb. 1954) bleibt es für 24–48 Std.

¹⁴⁾ Ähnliche Gedanken hat Herr Kollege Ruska (Div. of Lab. a. Res. N. Y. State Dep. of Health, Albany, N. Y.) brieflich dem einen von uns (Kr.) gegenüber geäußert. Nach Abschluß des Manuskripts erhielten wir von Herrn Kollegen Bennett (Univ. of Washington) eine Veröffentlichung: „Modern concepts of structure of striated muscle“ (Amer. J. of phys. Med. **34** [1955]: 46), in der dieses Problem unter Hinweis auf Vorstellungen von Retzius¹⁰⁴ und Barer⁴ (1948) kurz diskutiert wird.

auf der gleichen Höhe, fällt aber von dem Zeitpunkt an, zu dem die Fibrillierungen beginnen — nach 42–60 Std. — rasch auf ca. 90 mV nach dem 5. Tag und auf 80 mV nach dem 10. Tag nach der Operation. Dann verlangsamt sich der Abfall: nach 50 Tagen etwa 77 mV¹⁵⁾. Die Autoren weisen auf den geringen Gehalt des denervierten Muskels an Glykogen, auf die verminderte O₂-Aufnahme und die herabgesetzte Tätigkeit der Succinodehydrogenase wie der Cytochromoxydase hin (vgl. Humoller, s. S. 56). Sie schließen daraus, daß der denervierte Muskel Schwierigkeiten hat, sich eine entsprechende Energiezufuhr zu verschaffen. Das beeinflusse offenbar die „Natrium-Pumpe“, welche als Grundlage für die Aufrechterhaltung des Ruhepotentials betrachtet wird. Die Fibrillierungen ihrerseits erforderten eine verstärkte Na-Abgabe. Aus alledem möge die Herabsetzung des Ruhepotentials herrühren.

Hierzu seien noch folgende Überlegungen angestellt.

Nach Ling und Gerard⁸⁶ kann das normale Membranpotential von 80 mV (Frosch, Sartorius) in 2 Fraktionen geteilt werden: Das A-Potential — etwa $\frac{1}{3}$ des Gesamtwertes — ist stoffwechselabhängig und variiert mit dem Gehalt an Kreatinphosphat. Für das B-Potential gilt das offenbar nicht in gleichem Maße. Hier dient der Stoffwechsel wahrscheinlich nur dazu, die Integrität der Membran aufrecht zu erhalten.

Soweit man Übereinstimmung erwarten kann, liegen die Unterschiede zwischen den Werten für die beiden Muskelfaserarten beim Frosch in derselben Größenordnung, d. h. um $\frac{1}{3}$ kleiner für die Fasern mit „Fe-Str.“. Und das gleiche gilt auch für die Herabsetzung des Membranpotentials nach Denervierung bei tetanischen Säugermuskelfasern.

Im Durchschnitt fanden sich in gemischten Froschmuskeln 85,4 % Kreatinphosphat des Gehaltes in rein tetanischen Muskeln (Krüger⁷⁵ und Mitarb. 1953). Den Verlust an Kreatinphosphat, den tetanische Säugermuskeln (Gastrocnemius, Ratte) nach Denervierung erleiden, bestimmten Mandel⁸⁹ und Mitarb. Er betrug nach der 1. Woche 20 % des gesamten säurelöslichen Phosphats.

Höhe des Membranpotentials — A- und B-Potential bzw. offenbar nur B-Potential — und Gehalt an Kreatinphosphat gehen also parallel der strukturellen Beschaffenheit (Ausgestaltung des sarkoplasmatischen Reticulums wie der kontraktilen Substanz) der Muskelfasern.

Die „Natrium-Pumpe“ unterhält nach Falck und Gerard³⁰ (1954) möglicherweise das stoffwechselempfindliche A-Potential¹⁶⁾.

Diese Änderungen in der Beschaffenheit des Sarkolemm nach Denervierung müssen sich in Verschiebungen im Ionen-Gehalt äußern, also in erster Linie die Permeabilität des Sarkolemm betreffen¹⁷⁾.

¹⁵⁾ Nicholls⁹⁶ konnte keinen Unterschied in der Größe des Membranpotentials beim denervierten Frosch-Sartorius feststellen (vgl. Kuffler⁸⁰). „Possible the membrane capacity is increased in denervated mammalian muscle, alternatively the decreased sensitivity in situ may arise from atrophy of the fibres, and consequently increased shunting.“

¹⁶⁾ Nach Fleckenstein³⁸ (1956) dürften die „Ionenpumpen, die in der Restitutionsphase den intracellulären K-Bestand zu regenerieren haben, wahrscheinlich mit energiereichem Phosphat betrieben werden“.

Es scheint dies beim quergestreiften Skelettmuskel besonders — oder ausschließlich? — für die Fasern mit „Fi-Str.“ zu gelten.

¹⁷⁾ Harris und Nicholls⁵³ (1954) haben gefunden, daß die Aufnahme von isotopen K⁺ pro Gewichtseinheit im denervierten Frosch-Sartorius herabgesetzt ist.

Soweit aus den wenigen Untersuchungen an normalen tetanischen und gemischten Muskeln auf den Gehalt der Fasern mit „Fi.-Str.“ bzw. mit „Fe.-Str.“ an anorganischen Ionen geschlossen werden kann, zeichnen sich die letzteren durch einen höheren Gehalt an Na, K, Ca und Cl aus, verfügen aber über weniger Mg als die Fasern mit „Fi.-Str.“ (vgl. Krüger⁷²).

Humoller⁵⁹ und Mitarb. (1950) haben die mit der Denervierung des Gastrocnemius der Ratte verbundenen Änderungen im Ionengehalt über einen Zeitraum von 20 Tagen verfolgt. Danach treten erst mit Beginn der Atrophie am 3. Tag die Ionenverschiebungen ein. Na ist in den ersten Tagen unverändert, steigt dann aber steil an, so daß am Ende der Versuchszeit bei einem Gewichtsverlust des Muskels von 54,7 % die Konzentration etwa 30 % größer ist als im normalen Muskel. Umgekehrt nimmt der K-Gehalt mit fortschreitender Atrophie ab¹⁸). Ca bleibt in den ersten Tagen ebenfalls mehr oder weniger konstant, erhöht sich aber bis zum 20. Tag auf mehr als 35 % über den Normalwert. Mg ändert sich nicht.

Baldwin³ und Mitarb. fanden im Gastrocnemius eines poliomyelitischen Patienten (Biopsie) im K-Gehalt eine Abnahme auf 90 %, beim Mg auf 95 % (bezogen auf Feuchtgewicht) gegenüber dem Normalen.

Diese Werte im denervierten Säugermuskel liegen z. T. in der gleichen Höhe wie die in normalen gemischten — also auch Fasern mit „Fe.-Str.“ enthaltenden — Muskeln. Es ist schwer vorstellbar, daß diese mengenmäßig z. T. erheblichen Ionenverschiebungen nur an den Orten der degenerierten Endplatten, deren Gesamtfläche gegenüber der Faseroberfläche verschwindend klein ist¹⁹), erfolgt. Auch Riker¹¹⁰ (1953) kommt in seinem Referat über die Pharmakologie der neuromuskulären Funktion zu folgendem Schluß:

“It is possible that the repolarization process in chronically denervated muscle is retarded, and that the slow component of contraction does not originate at the end plate.”

Katz⁷⁰ (1948) erörtert die Möglichkeit, ob nicht eine Muskelfaser in feinere „Kabel-Elemente“ unterteilt ist und ob nicht Potentialänderungen an der Grenze zwischen Myofibrillen und Sarkoplasma für die elektrischen Potentiale verantwortlich sind.

Wie weiter oben dargestellt (s. S. 44), ist das sarkoplasmatische Reticulum in den Fasern mit „Fi.-Str.“ in seiner Gänze „membranartig“ angeordnet.

Hasselbach⁵⁵ (1953) berichtet, daß nach fraktionierter Extraktion der Fibrillen (Kaninchen) bei elektronenoptischer Untersuchung im Gesichtsfeld mehr und mehr „schleierartige, anscheinend strukturlose Membranen“ auftreten. Er weist auf die Möglichkeit hin, daß es sich hierbei um feine Membranen handelt, welche die einzelnen Fibrillen umgeben.

¹⁸) Nach Fischer³⁶ und Mitarb. (1952) wird nach Durchschneidung des Nerven (Kaninchen) fortschreitend mehr und mehr K⁺ gegen Na⁺ ausgetauscht. Im allgemeinen kommt es aber nur zu einem ganz geringen K⁺-Verlust. Die Faser-membran wird erst für Cl⁻ und später auch für (CNS⁻) und Na⁺ durchlässig (vgl. Nicholls⁹⁶).

¹⁹) Vgl. Katz (in Hill⁵⁷): Wie kann der Nervenimpuls, der an einer mikroskopisch kleinen Stelle der Faser ankommt, mit der erforderlichen Schnelligkeit und Gleichförmigkeit die gesamte Faser von etwa 0,1 mm Dicke und einigen cm Länge aktivieren, auch wenn das Aktionspotential in den größten Froschmuskelfasern bei 20° C von der Endplatte nach der Sehne mit einer Geschwindigkeit von 2 m/sec wandert?

Es ist also denkbar, daß diese „Membranen“ des sarkoplasmatischen Reticulums bzw. der Myofibrillen Sitz elektrischer Vorgänge sind, welche die Kontraktion und Erschlaffung der Myofilamente bewirken. Die Repolarisation der Sarkolemmmembran erfordert möglicherweise mehr Zeit, so daß die intrazelluläre Bestimmung des Potentials noch eine Depolarisation der Faseroberfläche anzeigt (vgl. Kuffler and Williams⁸³). Den Fasern mit „Fe.-Str.“ wie auch den denervierten Fasern mit „Fi.-Str.“ — die ja eine Angleichung an den Zustand der Fasern mit „Fe.-Str.“ erfahren haben — fehlt dieser „Mechanismus“.

Die Depolarisation der Fasermembran erfolgt nach Kuffler und Williams bei den Fasern mit „Fe.-Str.“ (Frosch) offenbar an den multiplen Nervenendigungen. Vielleicht ist die für sie charakteristische Hyperpolarisation („positives Nachpotential“) auch bedingt durch die besonderen strukturellen Verhältnisse dieser Fasern. Auch die Tatsache, daß die durch Eintauchen in ACh oder durch einen konstanten Strom erzeugte tonische Kontraktur dieser Fasern sehr lange Zeit anhält, selbst wenn der betreffende Reiz fort dauert, findet hierdurch vermutlich ihre Erklärung.

In den Fasern mit „Fi.-Str.“ wird durch die geschilderten Strukturen sehr rasch ein Ausgleich geschaffen: Die Faser erschlafft in kurzer Zeit²⁰). In den denervierten Fasern mit „Fi.-Str.“ sind die Nervenendigungen zerstört. Die tonische Kontraktur auf Einwirkung von ACh hin muß also wohl an der gesamten Faseroberfläche ausgelöst werden, auch wenn anfangs die Orte der degenerierten Endplatten sich noch als besonders ACh-empfindlich zeigen.

Nicholls⁹⁶ berichtet, daß das nervenendigungsfreie proximale Ende des Frosch-Sartorius erst durch $>10^{-2}$ ACh depolarisiert wird, nach Denervierung haben etwa 10^{-3} ACh die gleiche Wirkung.

In diesem Fall kann es sich also nur um eine Änderung in der Beschaffenheit des Sarkolemm handeln! (s. S. 54). Das gilt auch für die Aufhebung der ACh-Kontraktur denervierter Fasern mit „Fi.-Str.“ durch Curare: Angriff an der Faseroberfläche.

Bemerkenswerterweise werden dabei die Fibrillierungen nicht beeinflußt, wohl aber hebt Succinylcholin sie auf (Bergamini⁸ 1955). Das entspricht der Lähmung der direkten Erregbarkeit normaler Fasern mit „Fi.-Str.“ durch größere Dosen depolarisierender Stoffe (vgl. Krüger⁷⁴ 1953). Im denervierten tetanischen Muskel dürfte es sich also um einen Einfluß auf die kontraktile Substanz handeln (vgl. Steinke und Vogel¹²³ 1954).

Bergamini hat seine Untersuchungen am Meerschweinchen (Gastrocnemius, Biceps femoris) durchgeführt. Die Fibrillierungen beginnen 4 Tage nach der Operation. Vom 4. Monat an werden ihre Potentiale seltener und diskontinuierlich.

²⁰) Hunt und Kuffler⁶² (1954) glauben, daß die von ihnen nachgewiesene bzw. bestätigte multiple Innervation einzelner tetanischer Muskelfasern (Frosch, Katze) der schnellen Aktivierung des kontraktilen Systems dient. Ungeklärt bleibe, wie die kontraktilen Elemente in Tätigkeit versetzt werden.

Abschließend sollen einige klinische Beobachtungen, deren Grundlagen durch die hier geschilderten Befunde an denervierten Muskeln wie die daraus gezogenen Folgerungen aufgezeigt werden können, aufgeführt werden.

Nach Jasper und Ballem⁶⁶ (1949) sollen Fibrillierungen (Mensch) nur auftreten, wenn die Nervenversorgung eines Muskels unterbrochen worden und Degeneration (der Nervenendigungen) eingetreten ist. Besonders stark bemerkbar sind sie 2—4 Wochen nach der Nervenverletzung. Sie hören auf, wenn der Muskel — klinisch beurteilt — atrophisch geworden oder Reinnervierung (erste Stadien) eingetreten ist. Prostigmin verstärkt die Fibrillierungen. Pinelli und Buchthal¹⁰⁰ (1951) beobachteten Fibrillierungen bei Poliomyelitis fast ausschließlich in schwer befallenen Muskeln. Vielleicht steht dies im Zusammenhang damit, daß der betreffende Muskel noch Aktivität zeigt, wenn auch nur wenige motorische Neurone unversehrt geblieben sind (Sharrard¹¹⁶ 1953).

Zwischen dem Grad der Atrophie (Feuchtgewicht) nach Durchschneidung der ventralen Wurzeln und der durch Poliomyelitis verursachten (Rhesusaffe) besteht kein signifikanter Unterschied (Bowden¹⁴ 1951).

Bei der „Entartungsreaktion“ hört die direkte Erregbarkeit durch kurzdauernde Induktionsströme lange vor derjenigen durch andauernde galvanische Ströme auf: Es sind nach der Denervierung Veränderungen in der Erregbarkeit eingetreten.

Aus einer Anzahl von Beobachtungen an Tieren geht hervor, daß diese Erregbarkeitsänderung zu dem Zeitpunkt deutlich wird, wenn die Fibrillierungen ausgeprägt sind: 2—3 Tage nach der Nervendurchschneidung (u. a. Richter¹⁰⁶ 1936; Holobut und Jalowy⁵⁸ 1936; Fischer³³ 1939; Jones⁶⁸ und Mitarb. 1955).

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß de Smedt¹¹⁸ (1949) zwischen dem stark atrophierten tenotomierten Tibialis anterior der Katze und seinem normalen Partner mit und ohne Curarisierung keinerlei Unterschiede in den Erregbarkeitseigenschaften (u. a. Chronaxie) nachweisen konnte.

Stammler¹²² (1952) untersuchte u. a. die Veränderungen der Chronaxie an einer großen Zahl von Muskeln (Poliomyelitis). Prüfungen von 15 verschiedenen normalen Muskeln ergaben zwar erhebliche Unterschiede der Maximal- und Minimalwerte auch für den einzelnen Muskel — eine Zuordnung zu einem bestimmten Gehalt an Fasern mit „Fe.-Str.“ ist begreiflicherweise nicht möglich —, doch erreichten die Höchstwerte nur in 3 Fällen 1,0 msec (einmal von 1,2 msec). Die ersten Erhöhungen bei Poliomyelitis waren meist zwischen dem 3. und 8. Tag festzustellen: schneller Anstieg auf 3,0 bis 5,0 msec. Wenige Tage danach erlosch bei den schwer gelähmten Muskeln die faradische Erregbarkeit. Im weiteren Verlauf kam es dann nach 15—20 Tagen zu einer weiteren Erhöhung: 10,0 bis 18,0 msec (nach anderen Autoren noch höhere Werte).

Träger Zuckungsablauf und hohe Chronaxie gehören zusammen (vgl. S. 42 Fußnote und S. 52).

Zusammenfassung

Die tetanischen und die tonischen Fasern der quergestreiften Skelettmuskulatur der Wirbeltiere und des Menschen unterscheiden sich morphologisch sowohl in der Ausgestaltung der kontraktile Substanz („Fibrillenstruktur“ bzw. „Felderstruktur“) als auch in der Anordnung des sarkoplasmatischen Reticulums („membranartige“ Umhüllung der Myofibrillen in ersteren, spärliche Ausbildung in letzteren) wie der Innervation (Endplatten bzw. Endtrauben) als auch in ihrem Gehalt an bestimmten organischen und mineralischen Bestandteilen.

Der in neueren — eigenen und elektronenoptischen (Ruska) — Untersuchungen aufgezeigten unterschiedlichen Anordnung des sarkoplasmatischen Reticulums

wird maßgebliche Bedeutung für die verschiedenartige Erregungsausbreitung und -rückbildung in den beiden Muskelfaserarten beigemessen.

Nach Denervierung tritt eine Änderung im funktionellen Verhalten der tetanischen Muskelfasern ein: Sie reagieren (u. a.) auf Acetylcholin mit einer Kontraktur, welche der der Fasern mit „Fe.-Str.“ gleicht.

Durch Tierversuche (Ratte, *M. gastrocnemius*) wird der Nachweis geführt, daß diese — durch ein umfangreiches Tatsachenmaterial im Schrifttum belegte — Wandlung der Funktion des tetanischen Wirbeltiermuskels nach Denervierung mit einem morphologisch faßbaren Schwund des sarkoplasmatischen Reticulums (Fasern mit „Fi.-Str.“) parallel geht, wie dies auf Grund unserer Auffassung über den Zusammenhang zwischen strukturellem Aufbau und Funktion der quergestreiften Muskelfasern an sich schon theoretisch gefordert werden mußte. Die regressiven Veränderungen am sarkoplasmatischen Reticulum setzen offensichtlich früher ein als die atrophischen Prozesse an der kontraktile Substanz, sie prävalieren zumindest in den ersten Wochen nach der Denervierung. Die denervierten Fasern mit „Fi.-Str.“ gleichen sich also nicht nur im funktionellen — pharmakologischen und reizphysiologischen Verhalten — sondern auch im morphologischen Bild den — normalen — Fasern mit „Fe.-Str.“ an. In ähnlicher Weise scheint sich auch der Stoffbestand der tetanischen Muskelfasern zu ändern. Die nachgewiesene Umwandlung als Ausdruck atrophischer Vorgänge in den tetanischen Muskelfasern gibt somit eine Erklärung für die Funktionsänderung des tetanischen Muskels nach Denervierung.

Der tenotomierte tetanische Muskel zeigt weder in funktioneller Hinsicht noch im morphologischen Bild (sarkoplasmatisches Reticulum) in dem angegebenen Zeitraum Abweichungen gegenüber dem normalen Muskel.

Bei Berücksichtigung der morphologischen Grundlagen können zahlreiche Beobachtungen auf experimentellem Gebiet wie auch in der klinischen Symptomatologie neu beurteilt und besser verstanden werden.

Summary

The importance of the sarcoplasmic reticulum for the different propagation and regression of the excitation in the tetanic and tonic muscle-fibres has been demonstrated. The change of the function of the tetanic mammalian muscle after enervation ("tonic" reaction upon acetylcholine) goes parallel with the corresponding change in the structure (assimilation to the fibres with "Felderstruktur").

Résumé

On montre l'importance du reticulum sarcoplasmatique en ce qui concerne les différentes contractions et détentes dans les fibres musculaires téaniques et toniques. Le changement dans la fonction du muscle téanique de mammifère après enlèvement du nerf (réaction tonique à l'acétylcholine) se produit parallèlement à des modifications structurelles correspondantes (assimilation aux fibres à «Felderstruktur»).

Schrifttum

- 1 Auerbach, L., 37. Jber. schles. Ges. vaterl. Cultur 1859: 134 — 2 Bailey, K., The Proteins, 2. part B., Acad. Press, N. Y. 1954 — 3 Baldwin, D., P. K. Robinson, K. L. Zierler a. J. K. Lilienthal jr., J. clin. Invest. 31 (1952): 850 — 4 Barer, R., Biol. Rev. 23 (1948): 159 — 5 Bennett, A. L., F. Ware jr., A. L. Dunn a. A. R. McIntyre, J. Cellul. a. Comp. Physiol. 42 (1953): 343 — 6 Bennett, H. St. a. K. R. Porter, Amer. J. Anat. 93 (1953): 61 — 7 Bennett, H. St., Amer. J. Phys. Med. 34 (1955): 46 — 8 Bergamini, V., Giorn. psichiatr., Ferrara 3 (1955): 1 — 9 Bethe, A., Pflügers Arch. 259 (1954): 30 — 10 Blair, H. A., Amer. J. Physiol. 124 (1938): 372 — 11 Bourguignon, G. et R. Humbert, Compt. rend. Acad. sc. Paris 203 (1936): 1389 — 12 Bourguignon, G., R. Humbert, M. Polonooski et J. Verne, Compt. rend. Soc. biol. 141 (1947): 551 — 13 Bovet, D., F. Bovet-Nitti,

- S. Guarino, V. G. Longo e M. Marotta, Rendic. Ist. sup. sanità **12** (1949): 106 — 14 Bowden, R. E. M., Bull. Johns Hopkins Hosp. **89** (1951): 153, (Brit. Abstr. 1952 March A III) — 15 Bremer, F., J. Physiol. **76** (1932): 65 — 16 Brinley, F. J., J. Pharmacol. Exper. Therap. **112** (1954): 257 — 17 Brooks, V. B. a. L. M. Chipman, J. Cellul. Comp. Physiol. **40** (1952): 164 — 18 Brooks, V. B. a. D. K. Myers, J. Physiol. **116** (1952): 158 — 19 Brown, G. L., J. Physiol. **89** (1937): 438 — 20 Brown, G. L., B. D. Burns a. W. Feldberg, J. Physiol. **107** (1948): 346 — 21 Brown, G. L. a. A. M. Harvey, J. Physiol. **94** (1938): 101 — 22 Buchthal, F. a. G. Kahlson, Acta physiol. Scand. **11** (1946): 284 — 23 Buttle, G. E. a. E. Zaimis, J. Pharmacy Pharmacol. **1** (1949): 991 — 24 Cheymol, J., F. Bourillot et L. Kerp, Compt. rend. Acad. sc. Paris **241** (1955): 530 — 25 Coërs, C., Bull. Acad. méd. Belgique (Cl. d. Sci.) 5^e série, **39** (1953): 447 — 26 Crépeux, P., Experientia (Basel) **5** (1949): 167 — 27 Dale, H. H. a. J. H. Gaddum, J. Physiol. **70** (1930): 109 — 28 Dallemagne, M. J., Rev. méd. Liège **8** (1953): 278 — 29 Date, S., Nagasaki igakkai zasshi **9** (1931): 959 (Ber. Physiol. **65** [1931]: 216) — 30 Falck, G. a. W. R. Gerard, J. Cellul. Comp. Physiol. **43** (1954): 393 — 31 Fatt, P. a. B. Katz, J. Physiol. **115** (1951): 320 — 32 Ferdman, D. L., A. Ja. Mestečkina u. N. V. Semenov, Doklady. akad. nauk SSSR, N. S. **75** (1951): 757 (Ber. Physiol. **150** [1952]): 69 — 33 Fischer, E., Amer. J. Physiol. **127** (1939): 605 — 34 Fischer, E., Arch. physik. Med. **29** (1948): 291 — 35 Fischer, E., R. V. Bowers, H. V. Skowlund, K. W. Ryland a. N. J. Copenhaver, Arch. physik. Med. **30** (1949): 766 — 36 Fischer, E., B. A. Chevalier, M. J. Bratton a. E. A. White, Pflügers Arch. **255** (1952): 1 — 37 Fischer, E. a. V. M. Ramsey, Amer. J. Physiol. **145** (1946): 571, 583 — 38 Fleckenstein, A., Klin. Wschr. **34** (1956): 406 — 39 Gasser, H. G. a. H. H. Dale, J. Pharmacol. Exper. Therap. **28** (1926): 287; **29** (1926): 53 — 40 Ginzl, K. H., H. Klupp u. G. Werner, Sc. pharmaceut. **19** (1951): 164 — 41 Ginzl, K. H., H. Klupp u. G. Werner, Arch. internat. pharmacodyn. therap. **86** (1951): 385; **87** (1951): 79 — 42 Ginzl, K. H., H. Klupp u. G. Werner, Arch. exper. Path. Pharmacol. **213** (1951): 453; **215** (1952): 103 — 43 Grosse-Brockhoff, F., Einführung in die pathol. Physiologie. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1950 — 44 Günther, P. G., Diss. Univ. Heidelberg **1945** — 45 Günther, P. G., Anat. Anz. **97** (1949): 175 — 46 Günther, P. G., Acta anat. (Basel) **14** (1952): 54 — 47 Günther, P. G., Acta anat. (Basel) **17** (1953): 348 — 48 Günther, P. G., Zschr. inn. Med. **8** (1953): 1069 — 49 Günther, P. G., Ärztl. Forschg. 8/I (1954): 217 — 50 Günther P. G. Zschr. Rheumaforsch. **13** (1954): 381 — 51 Günther, P. G. u. P. Krüger, Zschr. Anat. **119** (1955): 1 — 52 Haan, A. M. F. H., Biochim. biophysica acta **11** (1953): 258 — 53 Harris, E. J. a. J. G. Nicholls, J. Physiol. **123** (1954): 3 P — 54 Harris, J. E. a. H. P. Whiting, J. Physiol. **124** (1954): 63 P — 55 Hasselbach, W., Zschr. Naturforschg. 8 b (1953): 449 — 56 Hettinger, Th. u. H. Müller-Wecker, Arbeitsphysiol. **15** (1954): 459 — 57 Hill, A. V., Proc. Roy. Soc. B **137** (1950): 40 — 58 Holobut, W. S. u. B. Jalowy, Zschr. Zellforschg. **25** (1936): 541 — 59 Humoller, F. L., B. Griswold a. A. R. McIntyre, J. Gen. Physiol. **33** (1950): 723 — 60 Humoller, F. L., B. Griswold a. A. R. McIntyre, Amer. J. Physiol. **164** (1951): 742 — 61 Humoller, F. L., D. Hatch a. A. R. McIntyre, Amer. J. Physiol. **170** (1952): 371 — 62 Hunt, C. C. a. St. W. Kuffler, J. Physiol. **126** (1954): 293 — 63 Huxley, A. F. a. R. E. Taylor, Nature **176** (1955): 1068 — 64 Huxley, A. F. a. R. E. Taylor, J. Physiol. **130** (1955): 49 P — 65 Jarcho, L. W., B. Berman, R. M. Dowben a. J. L. Lilienthal jr., Amer. J. Physiol. **178** (1954): 129 — 66 Jasper H. a. G. Ballem, J. Neurophysiol. **12** (1949): 231 — 67 Jewell, P. A. a. E. J. Zaimis, J. Physiol. **124** (1954): 417 — 68 Jones, R. V., E. H. Lambert a. G. P. Sayre, Arch. Physic. Med. a. Rehab. **1955**: 301 — 69 Katz, B., J. Physiol. **107** (1948): 33 P — 70 Katz, B., Proc. Roy. Soc. B **135** (1948): 506 — 71 Kirchhoff, G., Pflügers Arch. **238** (1937): 623 — 72 Krüger, P., Tetanus u. Tonus d. quergestr. Skelettmuskeln d. Wirbeltiere u. des Menschen. Akad. Verlagsges. Leipzig 1952 — 73 Krüger, P., Arch. exper. Path. Pharmacol. **218** (1953): 81 — 74 Krüger, P., Anaesthesist **2** (1953): 55 — 75 Krüger, P., F. Duspiva u. F. Füllinger, Pflügers Arch. **231** (1933): 750 — 76 Krüger, P., P. G. Günther u. W. Durst, Nervenarzt **25** (1954): 59 — 77 Krüger, P. u. P. G.

- Günther, Zschr. Anat. **118** (1955): 313 — 78 Krüger, P. u. P. G. Günther, Acta Anat. (Basel) **28** (1956): 135 — 79 Kühne, W., Arch. Anat. Physiol. **1859**: 564 — 80 Kuffler, St. W., Amer. J. Physic. Med. **34** (1955): 161 — 81 Kuffler, St. W. a. R. W. Gerard, J. Neurophysiol. **10** (1947): 383 — 82 Kuffler, St. W., Y. Laporte a. R. E. Ransmeier, J. Neurophysiol. **10** (1947): 395 — 83 Kuffler, St. W. a. E. M. V. Williams, J. Physiol. **121** (1953): 289 u. 318 — 84 Kyrieleis, W., Augensymptome bei Nervenkrankheiten. Berlin 1954 — 85 Lehnartz, E., Einführung in die chemische Physiologie. 10. Aufl., Berlin, Göttingen, Heidelberg 1952 — 86 Ling, G. a. R. W. Gerard, J. Cellul. Comp. Physiol. **34** (1949): 413 — 87 Lüllmann, H. u. H. Brunner, Arch. exper. Path. Pharmac. **223** (1954): 254 — 88 Lüllmann, H. u. E. Muscholl, Arch. exper. Path. Pharmac. **225** (1955): 486 — 89 Mandel, P., R. Bieth et J. D. Weill, Bull. Soc. chim. biol. (Paris) **35** (1953): 973 — 90 Martino, G., Atti Accad. VI (1928): 7:79 — 91 Matsumori, Ts. a. M. Okuda, J. Biochem. **14** (1930): 407 — 92 Muscholl, E. u. H. Lüllmann, Arch. exper. Path. Pharmac. **226** (1955): 88 — 93 Nachmansohn, D., Biochem. Zschr. **213** (1929): 262 — 94 Nel, J. Th., Verh. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **18** (1940): 223 — 95 Nicholls, J. G., J. Physiol. **123** (1954): 2 P — 96 Nicholls, J. G., J. Physiol. **131** (1956): 1 — 97 Okuda, M., J. Biochem. **11** (1930): 183 — 98 Ortman, R., Verh. Anat. Ges. **49** (1951): 69 — 99 Philippot, E. et M. J. Dallemagne, Arch. exper. Path. Pharmac. **220** (1953): 100 — 100 Pinelli, P. a. F. Buchthal, EEG clin. Neurophysiol. **3** (1951): 497 — 101 Porter, K. R., Anat. Rec. **100** (1948): 72 — 102 Porter, K. R., J. Histochem. Cytochem. **2** (1954): 346 — 103 Reid, G. a. E. M. V. Williams, J. Physiol. **109** (1949): 25 — 104 Retzius, G., Biol. Unters. **1** (1881): 1; N. F. **1** (1890): 51 — 105 Reznik, M. et M. A. Gerebtzoff, Arch. internat. physiol. **64** (1956): 119 — 106 Richter, J., Pflügers Arch. **237** (1936): 319 — 107 Riesser, O., Pflügers Arch. **190** (1921): 137 — 108 Riesser, O., Muskelpharmakologie. Bern 1949 — 109 Riesser, O. u. S. M. Neuschlosz, Arch. exper. Path. Pharmac. **91** (1921): 342 — 110 Riker, W. F., Amer. J. Med. **15** (1953): 231 — 111 Rosenblueth, A. a. I. V. Luco, Amer. J. Physiol. **120** (1937): 781 — 112 Rückert, W., Pflügers Arch. **226** (1931): 323 — 113 Ruska, H., Zschr. Naturforsch. **9b** (1954): 358 — 114 Ruska, H., Annual Rep. Div. Laborat., N. Y. State Dep. Health, **1954** (1956): 24 — 115 Schönfelder, H., Arch. exper. Path. Pharmac. **180** (1935): 24 — 116 Sharrard, W. J. W., Proc. Roy Soc. Med. **46** (1953): 346 — 117 Siebeck, R. u. P. Krüger, Graefes Arch. Ophth. **156** (1955): 637 — 118 Smedt, I. E. de, Arch. internat. physiol. **57** (1949): 98 — 119 Snell, R. S. a. N. McIntyre, Nature **176** (1955): 884 — 120 Sola, O. M. a. A. W. Martin, Amer. J. Physiol. **172** (1953): 324 — 121 Solandt, D. Y., D. B. de Lury a. J. Hunter, Amer. J. Physiol. **140** (1943/44): 247 — 122 Stammler, A., Wien Zschr. Nervenhk. **5** (1952): 41 — 123 Steinke, H.-J. u. G. Vogel, Pflügers Arch. **259** (1954): 152 — 124 Stewart, D. M., Biochem. J. **59** (1955): 553 — 125 Sunderland, S. a. L. J. Ray, J. Neurol., London **13** (1950): 159 — 126 Taugner, R., Arch. exper. Path. Pharmac. **218** (1953): 81 — 127 Thomson, J. D., Amer. J. Physiol. **180** (1955): 202 — 128 Varga, E., E. Kostya, E. Szabó, L. Aszódie u. L. Kesztyüs, Arch. exper. Path. Pharmac. **210** (1950): 214 — 129 Veigel, Arch. exper. Path. Pharmac. **222** (1954): 186 — 130 Wachholder, K., K. Anders u. K. Uhlenbrook, Zschr. physiol. Chemie. **233** (1935): 181 — 131 Wachholder, K. u. H. Frh. v. Ledebur, Zschr. physiol. Chemie. **229** (1932): 657 — 132 Wachholder, K. u. W. Quensel, Pflügers Arch. **235** (1935): 70 — 133 Wachholder, K. u. K. Uhlenbrook, Pflügers Arch. **236** (1935): 20 — 134 Wagner, G. R., Pflügers Arch. **30** (1883): 511 — 135 Ware, F. jr., A. L. Bennet a. A. R. McIntyre, J. Pharmacol. Exper. Therap. **106** (1952): 422 — 136 Ware, F. jr., A. L. Bennett a. A. R. McIntyre, Amer. J. Physiol. **177** (1954): 115 — 137 Zaimis, E. J., J. Physiol. **112** (1951): 176 — 138 Couteaux, R., Compt. rend. Assoc. Anat. 39^e Réun. **1952**: 1 — 139 Ruska, E., Jb. 1955 Max-Planck-Ges. Förd. Wiss. (1956): 160 — 140 Schaefer, H., Zschr. Biol. **108** (1955): 12 — 141 Couteaux, R., Compt. rend. Acad. sc. Paris **242** (1956): 820

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. phil. P. Krüger, Heidelberg, Bergstr. 93; Dr. med. Dr. rer. nat. P. Gg. Günther, Mainz, Med. Univ.-Klinik.

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität München
(Direktor: Prof. Dr. med. R. Wagner)
und aus dem Hydraulischen Institut der Techn. Hochschule München
(Direktor: Prof. Dr. Ing. K. Hahn)*

Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes mittels katheterförmiger Differenzdruckmanometer

Von H. Pieper und W. Vogel

Mit 5 Abbildungen

Eingegangen am 9. Mai 1956

Bei hämodynamischen Untersuchungen ist es oft erforderlich, die Stromstärke in den großen, herznahen Gefäßen zu messen. Es kommen schnell registrierende, den pulsatorischen Ablauf der Strömung erfassende Instrumente zur Verwendung, für die wir bereits früher die Bezeichnung „Tachographen“ vorschlugen (Pieper und Wetterer⁸). Da bei Anwendung der bisher gebräuchlichen Tachographen umfangreiche thoraxchirurgische Eingriffe meist unumgänglich sind, wurden schon früher Versuche unternommen, ein katheterförmiges Meßinstrument von der Peripherie her in Herznähe zu schieben.

O. Frank⁴ konstruierte 1899 eine tachographische Sonde, die er von der A. carotis aus in die Aorta ascend. vorschob. 1953 führte G. A. Brecher¹ Messungen in der V. cava sup. mit einem ähnlichen Meßinstrument durch, bei dem außerdem durch einen in situ aufspreizbaren Drahtmechanismus der Querschnitt des Gefäßes an der Meßstelle festgelegt, sowie die verschiedenen Rohröffnungen des Systems in der Querschnittsmitte zentriert wurden. 1955 registrierten O. Müller und J. Shillingford⁷ die Blutströmung in der oberen V. cava des Menschen mittels eines doppelläufigen Cournandkatheters, dessen beide Öffnungen sich in einer Entfernung von 10 cm voneinander befanden. Alle Geräte arbeiteten nach dem Prinzip der Druckdifferenzmessung. Da bei diesen Instrumenten zwischengeschaltete längere und englumige Rohrverbindungen registriertechnische Nachteile mit sich bringen, besteht die Absicht, ein Meßinstrument zu konstruieren, bei dem ein Differenzdruckmanometer kleinster Ausführung mit elektrischer Übertragung der Meßwerte an der Spitze des Katheters angebracht ist. Nachfolgende theoretische Behandlung eines solchen Meßinstrumentes soll die Grundlagen für die Konstruktion liefern.

Schon früher gaben O. Frank⁴, Ph. Broemser und Mitarb.^{2, 3, 5, 10}, O. F. Ranke⁹ und A. Müller⁶⁾ Beiträge zur Theorie der Flüssigkeitsströmung anlässlich einer kritischen Betrachtung der von ihnen angegebenen Apparate zur Registrierung der Strömungsgeschwindigkeit. Hierbei mißt O. Frank dem zweiten Glied seiner Ableitung für die Druckdifferenz

$$p_1 - p_2 = K_1 c^2 + K_2 \frac{dc}{dt} + K_3 c$$

besondere Bedeutung bei, da hierdurch die registrierte Kurve der Geschwindigkeit entsteht und die Berechnung von c aus der Registrierung verhindert wird. Frank weist auf die Notwendigkeit hin, die Strecke zwischen den Meßorten, an denen p_1 und p_2 gemessen werden, möglichst klein zu halten, wodurch der Einfluß des zweiten Gliedes auf die Registrierung verringert werden kann.

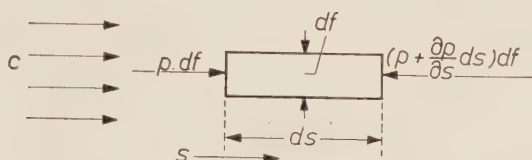


Abb. 1

Um uns einen quantitativen Überblick hierüber zu verschaffen, betrachten wir in folgendem die pulsierende Strömung einer reibungsfreien Flüssigkeit. Greift man ein prismatisches Flüssigkeitselement (Abb. 1) mit der Länge ds in Stromlinienrichtung und dem Querschnitt df senkrecht zu ds heraus, so ist nach dem Newtonschen Kraftgesetz

$$(1) \quad K_s = m \cdot b_s,$$

wobei K_s die Summe der äußeren Kräfte in Stromlinienrichtung bedeutet. Bei reibungsfreier Flüssigkeit wirkt auf die linke Elementfläche die Kraft $p \cdot df$, auf die rechte Fläche $(p + \frac{\partial p}{\partial s} ds) df$. Da die Strömung in horizontaler Richtung angenommen wird, entfällt hierbei der Einfluß der Schwere. Ferner bedeutet in Gl. (1) m die Masse des Elementes, die $m = \varrho \cdot ds \cdot df$ beträgt (die Dichte $\varrho = \frac{\gamma}{g}$ mit γ = spez. Gewicht des Mediums und g = Erdbeschleunigung), und b_s die Beschleunigung in Strömungsrichtung. Nach Einsetzen dieser Beziehungen in Gl. (1) erhält man

$$p \cdot df - (p + \frac{\partial p}{\partial s} ds) \cdot df = \varrho \cdot ds \cdot df \cdot b_s$$

oder nach Umformung

$$(2) \quad b_s = - \frac{1}{\varrho} \cdot \frac{\partial p}{\partial s}.$$

Andererseits gilt für die Beschleunigung

$$(3) \quad b_s = \frac{dc}{dt},$$

worin die Geschwindigkeit in Strömungsrichtung c eine Funktion des Ortes s und (bei instationärer Strömung) der Zeit t ist.

Aus

$$(3a) \quad b_s = \frac{dc}{dt} = \frac{\partial c}{\partial s} \cdot \frac{ds}{dt} + \frac{\partial c}{\partial t}$$

folgt mit $\frac{ds}{dt} = c$ und $\frac{\partial c}{\partial s} c = \frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{c^2}{2} \right)$ und Gleichsetzen von Gl. (2) und (3a)

$$\frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{c^2}{2} \right) + \frac{\partial c}{\partial t} = - \frac{1}{\varrho} \cdot \frac{\partial p}{\partial s}$$

oder umgeformt

$$\frac{\partial}{\partial s} \left(\frac{c^2}{2} + \frac{p}{\varrho} \right) + \frac{\partial c}{\partial t} = 0.$$

Durch Integration längs der Stromlinie erhält man hieraus

$$(4) \quad \frac{c^2}{2} + \frac{p}{\varrho} + \int_0^s \frac{\partial c}{\partial t} ds = \text{const.}$$

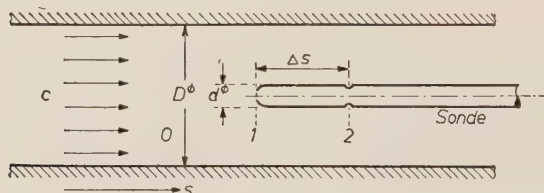


Abb. 2

Wendet man diese Beziehung auf drei Punkte (Abb. 2) an, von denen Punkt 0 vor dem Meßgerät liegt, Punkt 1 die vordere und Punkt 2 die hintere Meßstelle der Sonde bezeichnet, so läßt sich nach Gl. (4) schreiben

$$\frac{c_0^2}{2} + \frac{p_0}{\varrho} + \int_0^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds = \frac{c_1^2}{2} + \frac{p_1}{\varrho} + \int_0^{s_1} \frac{\partial c}{\partial t} ds = \frac{c_2^2}{2} + \frac{p_2}{\varrho} + \int_0^{s_2} \frac{\partial c}{\partial t} ds.$$

An Stelle 1 (Staupunkt) ist $c_1 = 0$, also

$$(5a) \quad \frac{p_1 - p_0}{\varrho} = \frac{c_0^2}{2} + \int_0^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds - \int_0^{s_1} \frac{\partial c}{\partial t} ds = \frac{c_0^2}{2} + \int_{s_1}^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds.$$

An der Stelle 2 wird die Meßsonde (angenähert) mit $c_2 = c_0$ umströmt, wenn nur $F = \frac{D^2 \pi}{4}$ groß genug gegen $f = \frac{d^2 \pi}{4}$ ist.

Somit folgt:

$$(5b) \quad \frac{p_2 - p_0}{\varrho} = \int_0^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds - \int_0^{s_2} \frac{\partial c}{\partial t} ds = \int_{s_2}^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds.$$

Daraus folgt als Druckdifferenz zwischen den Meßstellen 1 und 2 durch Subtraktion der Gl. (5 a) und (5 b)

$$p_1 - p_2 = \varrho \cdot \left(\frac{c_0^2}{2} + \int_{s_1}^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds - \int_{s_2}^{s_0} \frac{\partial c}{\partial t} ds \right) = \varrho \cdot \left(\frac{c_0^2}{2} + \int_{s_1}^{s_2} \frac{\partial c}{\partial t} ds \right).$$

Setzt man vereinfachend $c_0 = c (= c_2)$, so erhält man schließlich

$$(6) \quad p_1 - p_2 = \frac{\varrho c^2}{2} + \varrho \cdot \int_{s_1}^{s_2} \frac{\partial c}{\partial t} ds.$$

Mit der getroffenen Annahme, daß $F \gg f$ sei, ist c praktisch nur noch eine Funktion der Zeit t , jedoch nicht mehr des Weges s .

Damit wird das Integral

$$\int_{s_1}^{s_2} \frac{\partial c}{\partial t} ds = \frac{dc}{dt} \int_{s_1}^{s_2} ds = b_s \cdot (s_2 - s_1) = b_s \cdot \Delta s.$$

Somit und mit $\varrho = \frac{\gamma}{g}$ geht Gl. (6) über in

$$(7) \quad \frac{p_1 - p_2}{\gamma} = \frac{c^2}{2g} + \frac{b_s}{g} \Delta s \quad (\text{Flüssigkeitssäule}).$$

Die mit der Meßsonde bestimmbare Größe $\frac{p_1 - p_2}{\gamma}$ (Druckhöhe) setzt sich also für den Fall der instationären Strömung und der Annahme eines relativ zum Meßquerschnitt F kleinen Sondenquerschnittes f zusammen aus der Geschwindigkeitshöhe $h_c = \frac{c^2}{2g}$ und der Beschleunigungshöhe $h_b = \frac{b_s}{g} \Delta s$.

Abb. 3 zeigt diese Anteile für beliebige Geschwindigkeiten c (Parabel) und für beliebige Beschleunigungen b_s (Geradenschar mit Parameter Δs als Abstand zwischen dem vorderen und hinteren Meßpunkt). Es kommt

der in der Physiologie auftretende Bereich der Meßgrößen c und b_s zur Darstellung. Wie ersichtlich, läßt sich der Einfluß von b_s durch Reduzieren der Meßstrecke Δs theoretisch beliebig klein halten.

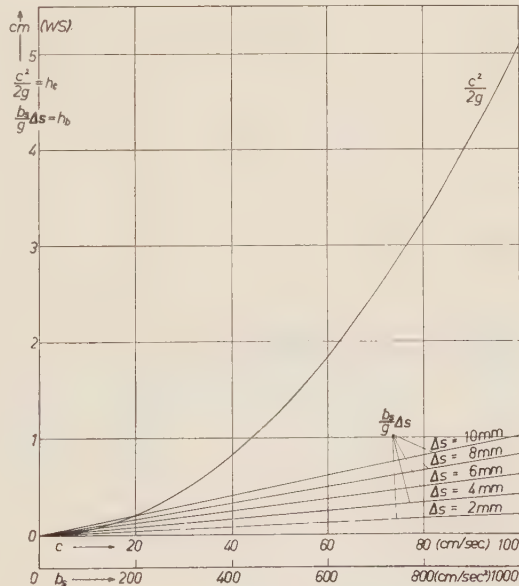


Abb. 3

Bei Ableitung der Gleichung (5 b) wurde vorausgesetzt, daß an der Meßstelle 2, abgesehen vom Beschleunigungseinfluß bei instationärer Strömung der statische Druck gemessen wird, so daß aus der Differenzbildung mit dem an der Meßstelle 1 gemessenen Gesamtdruck = statischer Druck + Staudruck die Geschwindigkeit aus dem Staudruck ermittelt werden kann. Jeder in einer Strömung liegende Körper führt zu einer Störung der Geschwindigkeits- und Druckverhältnisse in seiner unmittelbaren Umgebung. Ist der Kopf der Meßsonde z. B. nach Abb. 4 geformt,

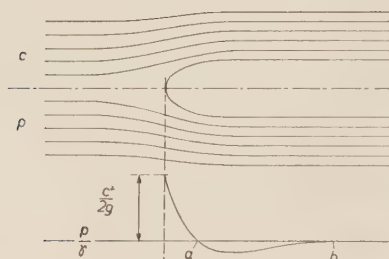


Abb. 4

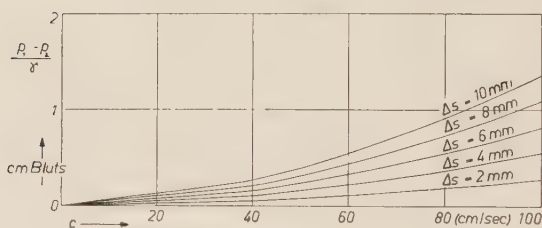


Abb. 5

so zeigt die darunter für stationäre Strömung aufgetragene Druckverteilung über die Oberfläche dieses Sondenkörpers, daß — von einem ersten Durchgang durch die Null-Linie bei *a* abgesehen — die Druckkurve erst in einem Abstand von ca. dem drei- bis vierfachen Meßsondendurchmesser bei *b* wieder auf den statischen Druck abfällt, wie er in der ungestörten Strömung vor dem Meßgerät war. Würde es konstruktiv gelingen, die Meßstelle 2 in den Punkt *a* zu verlegen, so könnte man damit die Meßstrecke Δs verkürzen und den Einfluß der Beschleunigung nach Abb. 3 klein halten. Dem steht gegenüber, daß eine dort angebrachte Meßbohrung mit endlichem Durchmesser nicht exakt den Druck im Punkte *a*, sondern einen gewissen Druckbereich um *a* herum erfaßt. Die Meßstelle 2 vor den Punkt *a* zu verlegen, erscheint abgesehen von konstruktiven Schwierigkeiten deswegen ungünstig, weil hierdurch die Meßgröße (Druckdifferenz) stark verringert würde. Befindet sich schließlich die Meßstelle 2 zwischen *a* und *b*, so wird die Druckdifferenz um den an diesem Punkt herrschenden Unterdruck auf das $1 + k$ -fache des Staudruckes bei erträglich kleinem Δs vergrößert. Der Faktor $1 + k$ muß durch Eichversuche ermittelt werden.

Nach den bisher für reibungsfreie instationäre Strömung aufgestellten Beziehungen der Druckdifferenz zwischen den Meßstellen 1 und 2 soll nun noch der Druckverlust durch Reibung über die Meßstrecke betrachtet werden, um — wenn auch nur größenordnungsmäßig — seinen Anteil an der Meßgröße klarzustellen.

Als Kriterium dafür, ob laminare oder turbulente Strömung an der Meßstelle vorhanden ist, dient die Reynoldssche Zahl Re . Für Rohre beliebig geformten Querschnittes gilt

$$(8) \quad Re = \frac{4F}{U} \cdot \frac{c}{\nu} ,$$

worin F die Fläche des Rohrquerschnittes, U der benetzte Rohrumfang, $\frac{4F}{U}$ der sog. „hydraulische Radius“, c die mittlere Strömungsgeschwindigkeit im betrachteten Querschnitt und $\nu = \frac{\eta}{\rho} = \frac{\eta g}{\gamma}$ die kinematische Zähigkeit (η dynamische Zähigkeit, ρ Dichte) des Mediums bedeuten. Für Kreisrohre vom Durchmesser D erhält man aus Gl. (8)

$$(9) \quad Re = \frac{Dc}{\nu}$$

und für Rohre mit Kreisringquerschnitt (D = Gefäßdurchmesser, d = Meßsondendurchmesser) ergibt sich

$$(10) \quad Re = \frac{(D-d)c}{\nu} .$$

Der Druckabfall durch Reibung zwischen zwei Punkten in einem Rohr kreisförmigen Querschnittes vom Durchmesser D ist für laminare Strömung ($Re < 2320$) (Index L) nach Hagen-Poiseuille

$$(11) \quad \left(\frac{p_1 - p_2}{\gamma} \right)_{RL} = h_{RL} = \frac{32 \cdot c \cdot \nu \cdot \Delta s}{g \cdot D^2} .$$

Der Reibungsverlust ist also proportional c .

Bei turbulenter Strömung ($Re > 2320$) (Index T) setzt man (vgl. Richter: Rohrhydraulik, 1954, Springer)

$$(12) \quad \left(\frac{p_1 - p_2}{\gamma} \right)_{RT} = h_{RT} = \lambda_{RT} \frac{\Delta s}{D} \cdot \frac{c^2}{2g} .$$

Der Reibungsverlust ist also proportional c^2 . Für den Reibungsbeiwert bei turbulenter Strömung gilt allgemein

$$(13) \quad \lambda = A + \frac{B}{Re^C} ,$$

wobei λ_{RT} eine Funktion von Zähigkeit η , Druck p , Temperatur t , Rohrrauigkeit ε , mittlere Geschwindigkeit c und vom hydraulischen Radius $\frac{4F}{U}$ ($= D$ beim Kreisrohr) ist und A , B und C empirisch gefundene Konstanten sind, z. B. nach Blasius $A = 0$, $B = 0,316$, $C = 0,25$.

Setzt man auch für Laminarströmung den Druckverlust analog zu (12) als

$$(14) \quad \left(\frac{p_1 - p_2}{\gamma} \right)_{RL} = h_{RL} = \lambda_{RL} \frac{\Delta s}{D} \cdot \frac{c^2}{2g}$$

an, so folgt aus Gleichsetzen von (11) und (14)

$$\frac{32c \cdot \nu \cdot \Delta s}{g D^2} = \lambda_{RL} \frac{\Delta s}{D} \cdot \frac{c^2}{2g}$$

und mit Beachtung von (9)

$$(15) \quad \lambda_{RL} = \frac{64}{Re} .$$

Im Vergleich mit (13) sind also bei laminarer Strömung die Konstanten $A = 0$, $B = 64$, $C = 1$.

Die Reibungsbeiwerte nach (15) und (13) gelten in dieser Form nur für stationäre Strömungen in Kreisrohren. Zur Berücksichtigung der Kreisringform des Querschnittes genügt es, bei stationärer turbulenter Strömung in λ_{RT} über die Reynoldssche Zahl den hydraulischen Radius nach (9) und (10) einzuführen, also z. B. mit den Konstanten nach Blasius (13)

$$(16) \quad \lambda_{RT} = \frac{0,316 \cdot \nu^{0,25}}{(D-d)^{0,25} \cdot c^{0,25}}.$$

Bei stationärer Laminarströmung ist darüber hinaus noch ein Einfluß des Durchmesserverhältnisses D/d vorhanden, derart, daß (15) übergeht in

$$(17) \quad \lambda_{RL} = \frac{64 \cdot \nu}{(D-d) \cdot c} \cdot \varphi,$$

$$\text{wo } \varphi = \left[\left(\frac{D}{d} - 1 \right)^2 \ln \frac{D}{d} \right] / \left[\left(\frac{D^2}{d^2} + 1 \right) \ln \frac{D}{d} - \left(\frac{D^2}{d^2} - 1 \right) \right];$$

z. B. $D/d \approx 1$, $\varphi = 1,5$; $D/d = 10$, $\varphi = 1,4$; $D/d = 100$, $\varphi = 1,25$; $D/d = \infty$, $\varphi = 1$

Die Druckabfallgleichungen (14) und (12) lauten für Kreisringrohre nach Ersatz des nur für Kreisrohre gültigen Wertes D durch den hydraulischen Radius

$$\frac{4F}{U} = D - d$$

$$(18) \quad \left(\frac{p_1 - p_2}{\gamma} \right)_R = h_R = \lambda_R \cdot \frac{\Delta s}{D - d} \cdot \frac{c^2}{2g}$$

mit λ_R nach (16) oder (17).

Für pulsierende Strömung im Kreisringrohr sind die λ_R -Werte nach (16) und (17) noch mit einem Korrekturbeiwert $k_p > 1$ zu multiplizieren. Nach *Schultz-Grunow*¹¹ ist k_p eine Funktion von der über Querschnitt und Zeit gemittelten Geschwindigkeit c_m , der über den Querschnitt gemittelten Momentangeschwindigkeit c , der Pulsationsdauer T (Dauer einer vollen Schwingung) und der Zeitdauer t_s des Mengentromes (derjenigen Zeit während einer Pulsation, in der ein Strömen stattfindet). Rechnet man mit Werten, wie sie z. B. in der Physiologie beim Auswurf des Schlagvolumens vorkommen, $T \approx 0,9$ sec, $t_s \approx 0,3$ sec und nimmt über die Mengentromdauer t_s einen sinusförmigen c -Verlauf an, so erhält man für k_p einen Wert von ca. 12.

Die mit der endgültigen Beziehung für kreisringförmige Rohre

$$(19) \quad \left(\frac{p_1 - p_2}{\gamma} \right)_R = h_R = k_p \cdot \lambda_R \cdot \frac{\Delta s}{D - d} \cdot \frac{c^2}{2g}$$

berechneten Druckhöhenverluste sind für Blut in Abb. 5 für verschiedene Δs -Werte und für $D = 20$ mm, $d = 3$ mm über der Geschwindigkeit c aufgetragen.

Aus Vorstehendem ergibt sich, daß bei einer Meßsonde mit endlichem, wenn auch kleinem Δs eine Eichung notwendig ist. *Pieper* und *Wetterer*⁸ schlugen eine dynamische Eichung mittels einer Kolbenpumpe mit sinusförmigem Kolbengeschwindigkeitsverlauf vor. Eine solche Methode würde es gestatten, den Einfluß der Beschleunigung auf die Registrierung der Geschwindigkeit zu untersuchen.

Zusammenfassung

Als Grundlage für die Konstruktion katheterförmiger Differenzdruckmanometer zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes wird der Einfluß der Beschleunigung und der Flüssigkeitsreibung bei instationärer Strömung auf die Meßgröße (Druckdifferenz zwischen den Meßpunkten 1 und 2 der Meßsonde) theoretisch untersucht. Die Strecke zwischen 1 und 2 muß hiernach möglichst klein gehalten werden, wobei jedoch die Druckverteilung zu beachten ist, die sich über dem angeströmten Sondenkörper ergibt.

Summary

As the base for the construction of catheter-like differential manometers used for measuring the speed of the blood stream, the influence of the acceleration and the friction of the fluid at an unsteady flow on the measuring value (pressure difference between the points 1 and 2 of the measuring probe) has been investigated theoretically. Accordingly, the distance between the points 1 and 2 should be as small as possible, and the distribution of the pressure should be considered resulting from the body of the probe in the blood stream.

Résumé

Comme base pour la construction de manomètres de pression différentielles en forme de sonde pour servir à la mesure de la vitesse de circulation du sang, on étudie théoriquement l'influence de l'accélération et du frottement des liquides en écoulement irrégulier sur les grandeurs à mesurer (différence de pression entre points de mesure 1 et 2 et sonde de mesure). La distance entre 1 et 2 doit être la plus petite possible tout en tenant compte cependant de la répartition des pressions qui s'exercent sur la sonde.

Schrifttum

1 Brecher, G. A., Amer. J. Physiol. **174** (1953): 299 — 2 Broemser, Ph., Zschr. Biol. **88** (1929): 264; ders., ebda. **88** (1929): 296 — 3 Fasold, H. u. K. Hartl, Zschr. Biol. **88** (1929): 305 — 4 Frank, O., Zschr. Biol. **37** (1899): 1; ders., ebda. **88** (1929): 249 — 5 Lauber, H., Zschr. Biol. **88** (1929): 277 — 6 Müller, A., Helvet. physiol. pharmacol. acta **12** (1954): 98 — 7 Müller, O. u. J. Shillingford, British Heart J. **17** (1953): 163 — 8 Pieper, H. u. E. Wetterer, Verh. Dtsch. Ges. Kreisl.-forsch. **19** (1953): 264 — 9 Ranke, O. F., Zschr. Biol. **90** (1930): 167 — 10 Reißinger, H., Zschr. Biol. **88** (1929): 286 — 11 Schultz-Grunow, F., Forschg. Ing.-Wes. **11** (1940): 170

Aus dem Physiologischen Institut der Universität München

Versuche zur Erfassung des Pupillenspiels als Regelungs-Vorgang

Von A. Bleichert und R. Wagner

Mit 6 Abbildungen

Eingegangen am 15. Mai 1956

Man kann die Weitenänderungen der Pupille durch Änderung der Beleuchtung des Auges unter dem Gesichtspunkt eines biologischen Regelvorganges betrachten. Nach den Überlegungen von *Ranke*¹², die auf Befunden von *Kern*⁸ aufbauen, muß zur Erhaltung der „Konstanz der Sehdinge“ die retinale Grunderregung über einen weiten Bereich der Beleuchtung annähernd konstant gehalten werden, denn der Frequenzbereich der Impulse, die vom Sehnerven weiter geleitet und vom Zentrum als kontinuierliche Sinneseindrücke verarbeitet werden, ist durch die Verschmelzungsfrequenz und die Refraktärzeit der Einzelfaser des fasc. opticus begrenzt. Die Grunderregung des Sehnerven muß nach Möglichkeit im mittleren Bereich des zur Signalgebung verfügbaren Frequenzspektrums liegen, damit nach beiden Seiten genügend Unterschiedsschwellen vorhanden sind.

Zu einer Konstanthaltung dieser Erregungsgröße besitzt der Organismus zwei Einrichtungen: Adaptation und Pupillenreaktion. Die Pupillenreaktion hält dabei eine rein physikalische Größe möglichst konstant: die Beleuchtungsstärke der Netzhaut. Sie erfüllt also die Funktion eines Haltereplers. Intensitätsänderungen des einfallenden Lichtes sind die Störgröße, Fühler des Reglers ist die Netzhaut, Kraftschalter sind die Nervenzentren für Pupillenerweiterung und -verengung, Stellmotor sind sphinkter und dilatator pupillae. Dieser geschlossene Regelkreis für die Beleuchtungsstärke kann in sehr verschiedenen Bereichen der Netzhautbeleuchtung seine Funktion erfüllen, weil der Sollwert, auf den der Regler einstellt, durch die Adaptation, also durch eine Änderung der Fühlerempfindlichkeit, in weiten Grenzen verstellbar ist. Hier liegt aber auch die Schwierigkeit, die sich der Untersuchung des Regelkreises nach dem Vorgehen des Technikers entgegenstellt: es ist unmöglich, den Regelkreis durch eine Störgröße aus dem Gleichgewicht zu bringen, ohne gleichzeitig eine Änderung der Fühlerempfindlichkeit durch die Adaptation zu erhal-

ten. Eine isolierte Untersuchung der Regelfunktion der Pupille würde im Idealfall nur dann gelingen, wenn die Fühlerempfindlichkeit bzw. die Erregungsgröße der Netzhaut unmittelbar erfaßt werden könnte. Solche Messungen liegen bei Untersuchungen am Menschen außerhalb unserer experimentellen Möglichkeiten. Man kann sich dem Idealfall aber nähern, indem man durch bestimmte Versuchsanordnungen entweder den Grad der Adaptation möglichst konstant hält oder umgekehrt die in das Auge fallende Lichtintensität konstant hält und die Änderungen der Pupillenweite als Funktion der Adaptationszeit betrachtet.

Zur Untersuchung eines biologischen Reglers stehen grundsätzlich die aus der Technik bekannten Methoden zur Verfügung (siehe *Wagner*¹⁷, *Wiener*¹⁸, *Drischel*⁵, *Oppelt*¹¹ u. a.), wenngleich die Schwierigkeiten am biologischen Objekt meist ungleich größer sind. Im Rahmen dieser Fragestellung berichten wir über die Beziehung zwischen der Pupillenweite und der Beleuchtungsstärke des Auges unter verschiedenen Versuchsbedingungen sowie über die sog. Übergangsfunktion — die Reaktion des Reglers auf das plötzliche Auftreten einer Störgröße. Folgende Versuchsreihen wurden durchgeführt:

1. Messung der Pupillenweite bei verschiedenen Beleuchtungsstärken des Auges, wobei der Einfluß der Adaptation möglichst gering gehalten wurde. Zu diesem Zweck empfiehlt es sich, im zeitlichen Verlauf der Pupillenreaktion auf Licht am dunkeladaptierten Auge den Punkt zu wählen, wo die Pupille ihren kleinsten Wert erreicht, bevor sie infolge der Adaptation wieder weiter wird. Nach *Machemer*¹⁰ und eigenen kinematographischen Untersuchungen ist dieser Zeitpunkt stets nach 4 sec erreicht. Nach so kurzer Zeit ist der Einfluß der Adaptation bei den geringen angewandten Beleuchtungsstärken sicher noch klein gegen die durch die Variation des Prüflichtes hervorgerufenen Änderungen der Pupillenweite.

In den bisherigen Untersuchungen über die Pupillenweite als Funktion der Lichtintensität sind für unsere Fragestellung die Belichtungszeiten entweder zu lang (*Alpern* und *Benson*¹, *Crawford*⁴, *Hartinger*⁷ und *Schirmer*¹⁴) oder zu kurz (*Engelking*⁶) gehalten worden. In den Arbeiten von *Reeves*¹³ und *Couvreux*³ fehlen diesbezügliche Angaben.

2. Messung der Pupillenweite bei verschiedenen Beleuchtungsstärken des Auges zu einem Zeitpunkt, an dem die Sollwertverstellung durch die Adaptation schon weit fortgeschritten ist.

3. Messung der Pupillenweite nach Übergang von hohen zu variablen niederen Beleuchtungsstärken im Augenblick des Erkennens einer Stillingschen Tafel, (spez. Schwelle), d. h. in einem Augenblick, wo der Erregungszustand der Retina in grober Annäherung von einem Versuch zum anderen konstant ist.

4. Registrierung der Pupillenreaktion auf Licht mit der kinematographischen Methode (Übergangsfunktion).

5. Messung der Lichtreaktion über längere Zeiten zur Untersuchung der Sollwertverstellung.

Methodik

Der Aufbau der Versuchsanordnung zu Messung der Pupillenweite bei verschiedener Lichtintensität ist aus dem Schema der Abb. 1 ersichtlich. Zur Messung der Pupillenweite bedienten wir uns der Methode der Blitzlichtphotographie. Die photographische Einrichtung bestand aus einer Balgenkamera (A) mit Zeiß Tessar $f = 21$ cm, 1:4,5 (0) und Anschlußmöglichkeit für eine Leica (L) mit Naheinstellgerät, falls nur ein Auge fotografiert werden sollte, oder Plattenkassette zur Aufnahme beider Augen. Die Aufnahmeentfernung betrug 42 cm, mithin der Abbildungsmaßstab 1:1. Als Blitzgerät verwendeten wir das Elektronenblitzgerät „Braun Hobby“ (Bl) (wirksame Blitzdauer $\frac{1}{1000}$ sec). Zur gleichmäßigen Ausleuchtung des gesamten Gesichtsfeldes diente eine nach dem Prinzip von Trendelenburg und Drescher¹⁵ gebaute, innen weiß gestrichene

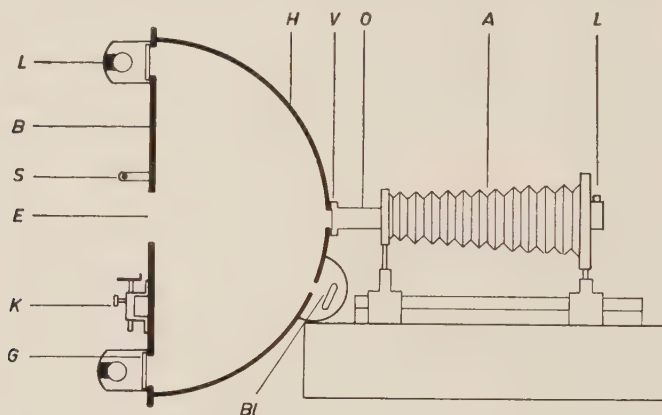


Abb. 1. Versuchsanordnung. Erklärung im Text.

Halbkugel (H) ($r = 35$ cm), die mit einer ebenfalls innen weiß gestrichenen Scheibe (B) verschlossen war. Die Versuchsperson, deren Kopf durch eine verstellbare Kinn- (K) und Stirnstütze (S) fixiert wurde, blickte durch ein in der Mitte der Scheibe angebrachtes elliptisches Loch (E) (horiz. Durchmesser 130 mm, vert. Durchmesser 100 mm) in die Kugel. Zur Beleuchtung waren 4 Lampen (L) 25 W 220 V symmetrisch am Rande der Scheibe montiert. Der Durchmesser der Beleuchtungsöffnungen betrug 60 mm. Zur Abstufung der Lichtintensitäten konnten vor diese Öffnungen Neutralgraugläser (G) der Typen NG 4; 5 und 9 von Schott und Gen. gebracht werden. Die Absorptionskurven dieser Typen verlaufen im sichtbaren Spektrum annähernd horizontal, so daß eine Änderung der spektralen Verteilung des Lichtes bei Variation der Intensität weitgehend vermieden wurde. Genau gegenüber der Einblicksöffnung befand sich in der Halbkugel die Öffnung für das Objektiv. Sie wurde während der Darbietung des Prüflichtes durch einen weiß gestrichenen Verschluss, der gleichzeitig als Fixierpunkt für die Versuchsperson diente, geschlossen. Alle notwendigen Schaltungen (Ein- und Ausschaltung des Prüflichtes, Öffnen des Verschlusses und Auslösung des Blitzlichtes) wurden durch einen von einem Synchronmotor betriebenen Zeitgeber über elektromagnetische Schalter durchgeführt. Zur Messung der Lichtintensitäten diente ein Luxmeter der Firma Gossen vom Typ „Uva-Lux“. Die Meßgenauigkeit betrug $\pm 5\%$. Die niederen Intensitäten wurden aus den Absorptionskoeffizienten der Graugläser errechnet. Schwankungen der Lichtintensität infolge Netzschwankungen überstiegen in keinem Versuch die Fehlergrenze des Luxmeters, sie sind sicher zu vernachlässigen gegenüber den im Versuch verwendeten Variationen der Beleuchtungsstärke.

Die Auswertung der Negative wurde unter einem Meßmikroskop mit Okularmikrometer oder mit einem Projektor bei etwa 15 facher linearer Vergrößerung vorgenommen. Die Meßgenauigkeit betrug $\pm 0,05$ mm. Wegen der dioptrischen Verhältnisse des Auges erscheint die Pupille um den Faktor 1,14 zu groß. Die gemessenen Werte wurden entsprechend korrigiert.

Gang der Versuche

Während der Einstellung der Apparatur und der Vorbereitung der Versuche zur Untersuchung der Pupillenweite nach 4 Sekunden Anpassung an das Prüflicht, hielten sich die Versuchspersonen etwa 20 Min. in einem mäßig beleuchteten Raum auf. Anschließend wurde vor der 1. Aufnahme 20 Min. in vollständiger Dunkelheit gewartet, vor den folgenden Aufnahmen jeweils 15 Min. Zwischen den Aufnahmen wurde zum Wechseln der Graugläser etwa 1 Min. eine mäßige Beleuchtung eingeschaltet. Die Versuchspersonen hatten während der Darbietung des Prüflichtes den Kameraverschluß zu fixieren und beide Augen offen zu halten. Das Prüflicht wurde genau 4 Sek. dargeboten, unmittelbar danach wurden die Aufnahmen gewonnen. Die Versuche wurden in der Reihenfolge fallender Intensitäten durchgeführt. Ein Versuch umfaßte jeweils 10 Einzelaufnahmen. In einem Intensitätsbereich von 3,17—0,0055 lx. Orientierende Versuche wurden in einem Bereich zwischen 1350 und 0,00026 lx durchgeführt. Außerdem haben wir in einigen Fällen die Pupillenreaktion bei Abdeckung eines Auges und die konsensuelle Reaktion nach der gleichen Methode untersucht. Zur Messung der konsensuellen Reaktion wurde einem Auge ein mit dem Blitzlicht synchronisierter photographischer Verschluß mit einer Augenschmelze lichtdicht vorgesetzt.

Versuchsmaterial: 150 Versuche an 14 Versuchspersonen.

Die Messung der Pupillenweite nach Adaptation an das Prüflicht erfolgte in der gleichen Versuchsanordnung, jedoch wurde die Versuchsperson nach der Dunkeladaptation 10 Min. dem Prüflicht ausgesetzt. Ein Versuch umfaßte jeweils 5—6 Einzelaufnahmen im Bereich zwischen 6,17 und 0,0055 lx. (26 Versuche an 4 Versuchspersonen.)

An der oben geschilderten Versuchsanordnung wurden zur Messung der Pupillenweite beim Erkennen einer Stilling-Tafel 4 weitere Lampen (je 100 W 220 V) in der gleichen Weise wie in Abb. 1 (L) angebracht. Die Versuchsperson wurde zunächst 5 Min. an das Licht dieser Lampen (etwa 2000 lx) adaptiert, dann wurde durch einen magnetischen Umschalter auf die 4 anderen Lampen umgeschaltet, deren Licht durch Graugläser wie oben zwischen 0,13 und 3,17 lx variiert wurde. In der Kugel war unter dem Objektiv eine Stilling-Tafel angebracht. Wenn die Versuchsperson nach dem Umschalten des Lichtes diese Tafel erkannt hatte, wurde die Blitzlichtaufnahme mit der Hand ausgelöst. Die Zeit zwischen Umschalten des Lichtes und Erkennen der Tafel wurde mit der Stoppuhr gemessen. (11 Versuche an 3 Versuchspersonen.)

Die kinematographischen Aufnahmen wurden mit einer Filmkamera „Pathe Webó M 16“ durchgeführt. Als Optik diente das Teleobjektiv von SOM Berthiot $f = 75$ mm, 1:3,5. Durch Verwendung von Zwischenringen wurde eine Aufnahmeentfernung von etwa 25 cm ermöglicht. Der Aufnahmemastab betrug etwa 1:0,4. Die Scharfeinstellung erfolgte über das Spiegelreflexsystem der Kamera. Es wurden Filmgeschwindigkeiten zwischen 8 und 80 Aufnahmen pro Sekunde angewendet. Zur Beleuchtung diente eine Zeiß Handlampe mit vorgesetztem photographischen Verschluß. Die Versuchsperson, deren Kopf in einer Stirn-Kinnstütze fixiert war, hatte einen Ring aus Leuchtfarbe an der Fassung des Aufnahmeobjektivs zu fixieren. Die Beleuchtungsstärke variierte zwischen 500 und 10 000 lx, der Winkel zwischen Lichtquelle, Auge und Kamera betrug 45°. Es wurde stets nur ein Auge beleuchtet. Vor jeder Aufnahme wurde 5 bis 10 Minuten dunkeladaptiert. Zur Zeiteichung wurde nach der Registrierung der Pupillenreaktion eine Stoppuhr bei unveränderter Filmgeschwindigkeit gefilmt.

Die Auswertung der Negative wurde bei 15 facher Vergrößerung mit einem Projektor vorgenommen. Die Meßwerte wurden nicht umgerechnet, da eine Längeneichung mit großen Fehlern behaftet ist. Die Meßwerte sind also nur innerhalb einer Registrierung bzw. einer Einstellung vergleichbar. (34 Versuche an 8 Versuchspersonen.)

Zur Messung der Pupillenreaktion über längere Zeiten wird die Versuchsperson nach 20 Minuten Dunkeladaptation in der Versuchsanordnung zur photographischen Registrierung dem Prüflicht (14 lx) ausgesetzt. Dann werden in bestimmten Zeitabständen (1. Aufnahme nach 5 Sek., dann 10 Aufnahmen mit 10 Sek., 10 Aufnahmen mit 20 Sek., 10 Aufnahmen mit 30 Sek. und schließlich 5—7 Aufnahmen mit 50 Sek. Zwischenraum) bei 1 Sek. Belichtungszeit Aufnahmen ohne Blitzlicht gewonnen. Für diese Versuche wurde Ilford HPS Film (27/10 Din) verwendet. Entwicklung in Ilford Mikrophon, 50 % verlängerte Entwicklungszeit. (6 Versuche an 3 Versuchspersonen.)

Als Versuchspersonen dienten uns gesunde blauäugige Studenten ohne Refraktionsanomalien (4 weiblich, 14 männlich) im Alter von 20—28 Jahren. Die Versuche wurden stets in der Zeit von 13—18 Uhr durchgeführt. Die Versuchspersonen durften während der ganzen Versuchsdauer nicht rauchen.

Ergebnisse

Der in Abb. 2 dargestellte Verlauf der Pupillenweite (in mm^2 Fläche der Pupillenöffnung) als Funktion des Logarithmus der Beleuchtungsstärke

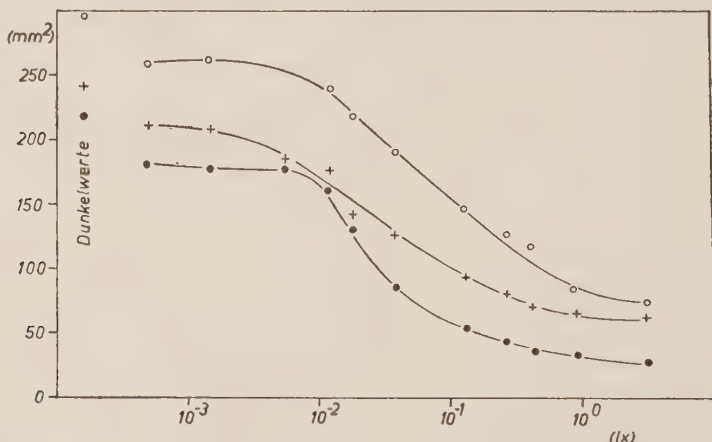


Abb. 2. Pupillenweite (mm^2) in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke (lx) des Auges bei 4 sec Belichtung am dunkeladaptierten Auge. (3 Versuche an 3 Versuchspersonen.)

des Auges am Beispiel von drei Versuchen an verschiedenen Versuchspersonen, fand sich in grundsätzlich gleicher Form bei allen unseren Versuchen mit beidäugiger Reizung. Die Kurve verläuft oberhalb 1 lx flach in das Maximum der Verengung ein, das bei etwa 10 lx annähernd erreicht wird. Unterhalb des Bereiches von 10^{-2} verläuft die Kurve ebenfalls flach im Bereich großer Pupillenweiten. In allen Versuchen ist bereits bei den geringsten angewandten Intensitäten (0,0055 lx, in einigen Vorversuchen 0,0026 lx) eine deutliche Verengung gegenüber den Werten bei völliger Dunkelheit nachweisbar. Der steilste Teil der Kurven liegt zwischen 10^0 und 10^{-2} lx. Die Steilheit der Kurven ist individuell verschieden, für dieselbe Versuchsperson aber relativ konstant. Bei einäugiger Reizung

(direkte und konsensuelle Reaktion) wird das Maximum der Kontraktion unter sonst gleichen Bedingungen gewöhnlich erst in der Größenordnung von 10^2 lx annähernd erreicht. Der steilste Teil der Kurven liegt im gleichen Bereich wie bei beidäugiger Reizung. Auch hier ist bei den geringsten angewandten Intensitäten (0,00026 lx) im allgemeinen bereits eine Verengung der Pupille nachweisbar. Der Unterschied zwischen den bei völliger Dunkelheit und bei der kleinsten Lichtintensität gemessenen Pupillenweiten ist bei der konsensuellen Reaktion kleiner als bei beidäugigem Sehen.

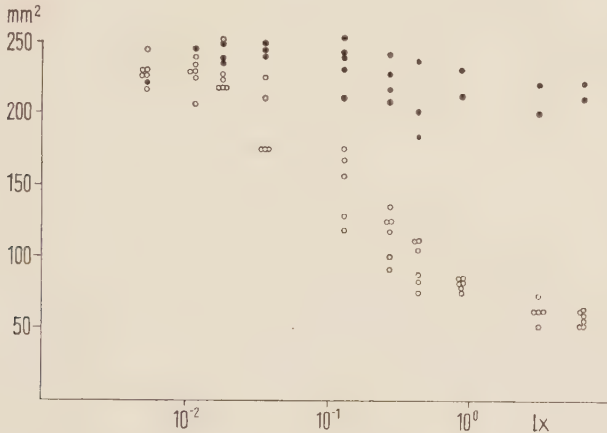


Abb. 3. Pupillenweite (mm^2) in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke (lx) des Auges. Kreise wie Abb. 2, Punkte nach 10 Anpassung an das Prüflicht. (11 Versuche an einer Versuchsperson.)

Die Streuung der Werte von einer Versuchsperson zur anderen sind aus der Abb. 3 ersichtlich. Die oberste und unterste Kurve bezeichnen annähernd die Extremwerte, zwischen denen sich fast alle Meßpunkte unserer 150 Versuche einordnen. Bei ein und derselben Versuchsperson ist die Streuung der Einzelwerte für Lichtintensitäten zwischen 10^{-2} und 10^0 am größten. Die statistische Auswertung von 184 Meßpunkten bei einer Versuchsperson und einer Beleuchtungsstärke von 0,28 lx ergab eine Variationsbreite des Durchmessers von 1,08 mm bei einem arithmetischen Mittel (M) von 3,20 mm. Der Zentralwert der Verteilung liegt bei 3,21, das Dichtemittel (D) bei 3,23 mm. Die Streuung (mittlere quadratische Abweichung σ) beträgt für diese Beleuchtungsstärke 0,243. Die Verteilungskurve zeigt eine geringgradige rechtsseitige Asymmetrie, die Schiefeit ($S = \frac{M-D}{\sigma}$) beträgt 0,12 (Becker²).

In Abb. 3 ist die Pupillenweite nach 10 Min. Einwirkung des Prüflichtes im Vergleich zu den Werten, die nach 4 Sek. Prüflicht (vgl. Abb. 2) gewonnen wurden, eingetragen. Im Bereich höherer Intensitäten liegen diese Meßpunkte deutlich nach größeren Pupillenweiten verschoben, die Kurven verlaufen im ganzen flacher und konvergieren bei geringeren Intensitäten. Die Streuung ist erheblich größer als bei den Vergleichsversuchen.

Die Meßpunkte für die Pupillenweite beim Erkennen einer Stilling-Tafel (Abb. 4) liegen auf einer im Bereich niedriger Intensitäten konvex zur Abszisse gekrümmten Kurve, die Zeiten bis zum Erkennen der Tafel auf einer im unteren Teil konkav zur Abszisse gekrümmten Kurve. Ab etwa 0,5 lx streuen die Meßpunkte beider Kurven um eine Gerade.

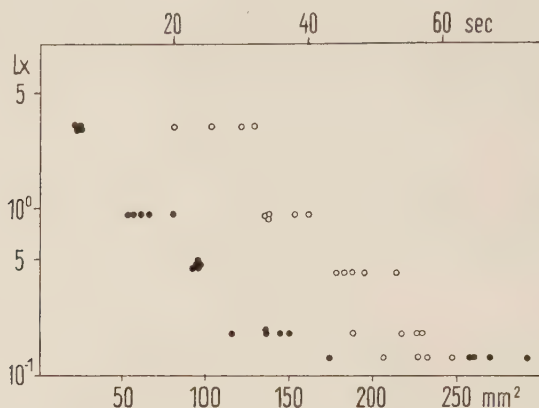


Abb. 4. Pupillenweite beim Erkennen einer Stillingschen Tafel nach 5 Min. Adaptation an 2000 lx (offene Kreise). Die geschlossenen Kreise sind die Zeiten (sec) bis zum Erkennen der Tafel. (5 Versuche an einer Versuchsperson.)

Unsere Ergebnisse der kinematographischen Untersuchungen decken sich im wesentlichen mit den Befunden von *Machemer*¹⁰. Die Latenzzeit der Reaktion finden wir zwischen 0,18 und 0,25 sec. Der Ablauf der Verengung folgt annähernd einer Exponentialfunktion. Das Maximum der Kontraktion wird in allen unseren Versuchen innerhalb von 4 Sek. erreicht. Die Größe der Kontraktion ist von der Beleuchtungsstärke des Auges abhängig. Der Anstieg der Pupillenweite infolge Adaptation der Retina ist bei Beleuchtung mit 500 lx innerhalb von 15–20 Sek. gering, er beträgt im allgemeinen etwa 10 % der Verengung, bei Beleuchtung mit 10 000 lx erfolgt in der genannten Zeit kein meßbarer Wiederanstieg der Pupillenweite.

Die Kurven folgen annähernd der Funktion

$$(1) \quad d = d_k + d_0 e^{-\frac{t}{T}}$$

(d = Durchmesser der Pupille, d_k = Durchmesser bei maximaler Kontraktion, $d_0 = d - d_k$ für $t = 0$, also bei Dunkelheit, t = Zeit, T = Zeitkonstante der Reaktion.)

Die Zeitkonstante T ist in unseren Versuchen, bei Auslösung der Reaktion aus völliger Dunkelheit, für die einzelne Versuchsperson relativ konstant und unabhängig von der Beleuchtungsstärke des Auges, wie aus Abb. 5 ersichtlich ist. In logarithmischer Schreibweise wird

$$(2) \quad \ln (d - d_k) = \ln d_0 - \frac{t}{T}$$

$\ln (d-d_k)$ eine lineare Funktion von t , die Kurven für verschiedene Lichtintensitäten sind nur um den Betrag $\ln (\Delta d_o) = \ln (d_o^1 - d_o^2)$ (d_o^1 = Kontraktionsmax. bei niedriger Intensität, d_o^2 = Kontraktionsmax. bei höherer Intensität der Beleuchtungsstärke) abszissenparallel verschoben, die Steigung bleibt gleich, mithin auch die Zeitkonstante T .

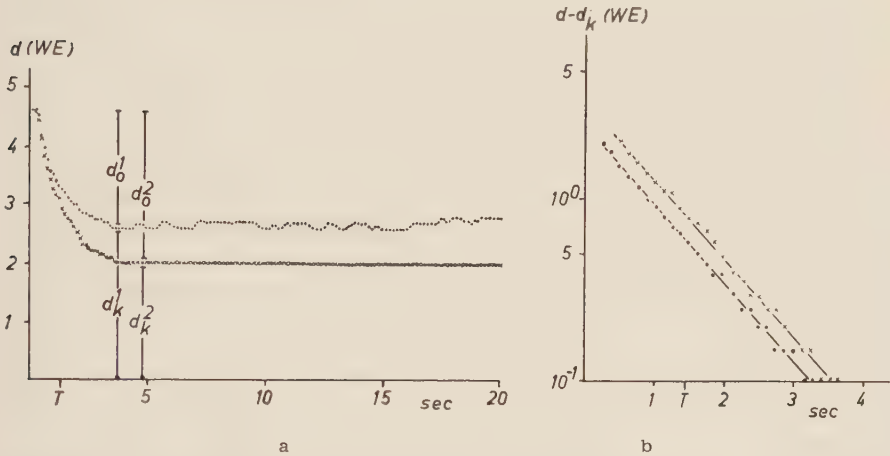


Abb. 5. Pupillenreaktion auf Licht am dunkeladaptierten Auge. (Durchmesser in willkür. Einheiten) a) linearer Maßstab, b) halblogarithm. Darstellung. Obere Kurve bei 10 000 lx Beleuchtungsstärke, untere Kurve bei 1000 lx. Die Zeitkonstanten sind in beiden Fällen gleich. (2 Versuche an einer Versuchsperson.)

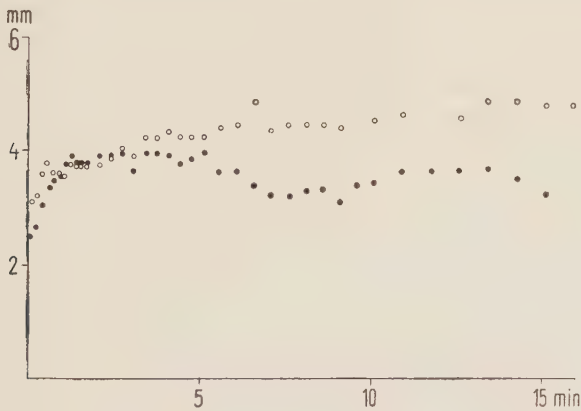


Abb. 6. Verlauf der Pupillenweite (in mm Durchmesser) bei langdauernder Beleuchtung des dunkeladaptierten Auges mit 14 lx. (2 Versuche an 2 Versuchspersonen.)

Zur Zeit $t = T$ wird

$$(3) \quad d_T = d_k + \frac{d_o}{e}$$

Im Falle der Abb. 5 beträgt $T = 1,38$ sec. Für die anderen Versuchspersonen liegt T zwischen 1,0 und 1,5 sec.

Der Verlauf der sekundären Erweiterung der Pupille bei langdauernder Belichtung des Auges ist in Abb. 6 dargestellt. Die Pupillenweite strebt mit individuell verschiedener Geschwindigkeit einem für die Beleuchtungsstärke charakteristischen Endwert zu, um den die Pupillenweite dann schwankt. Die Amplitude dieser Schwankungen des Durchmessers liegt in unseren Versuchen in der Größenordnung von 0,5—1,0 mm.

Diskussion

Trotz der relativ großen Streuung der Einzelwerte geben die in Abb. 2 gezeigten Kurven Aufschluß über die Änderungen der Pupillenweite unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsstärken des Auges. Wie wir einleitend ausgeführt haben, halten wir den Einfluß der Adaptation auf die Pupillenweite in diesen Versuchen für relativ gering. Die Adaptation müßte sich besonders im Bereich hoher Lichtintensitäten geltend machen, d. h. bei denselben Intensitäten wären kleinere Pupillenweiten zu erwarten. Bei Intensitäten über 1 lx ändert sich aber die Pupillenweite mit zunehmender Beleuchtung nur noch sehr wenig; mögliche Änderungen der Erregungsgröße wirken sich praktisch in diesem Bereich kaum noch auf die Pupillenreaktion aus.

Unsere Kurven zeigen in der Größenordnung von 10^{-2} lx einen deutlichen Knick. Die an einigen Versuchspersonen durchgeführte Untersuchung der spezifischen Schwelle hat unter sonst gleichen Versuchsbedingungen Werte ergeben, die in denselben Intensitätsbereich fallen. Wir schließen daraus (im Einklang mit Engelking⁶), daß der Kurvenknick die Beleuchtungsstärke anzeigt, bei der die Zapfen auf Lichteinfall ansprechen und die Pupillenweite beeinflussen. Sensorische und pupillomotorische Schwelle des Zapfenapparates fallen also in denselben Intensitätsbereich. Ob sich auch beim Stäbchenapparat beide Schwellen decken, läßt sich mit unserer Methode nicht feststellen. Bei den geringsten von uns verwandten Lichtintensitäten ist jedenfalls bereits ein deutlicher Unterschied der Pupillenweite gegenüber dem Dunkelwert meßbar, der jedoch sicher z. T. auf die Akkommodation zurückzuführen ist. Der Regelbereich des pupillomotorischen Regelkreises am dunkeladaptierten Auge umfaßt nach unseren Befunden vorwiegend den Bereich von 10^{-2} — 10^0 lx, außerhalb dieses Bereiches haben Intensitätsänderungen am dunkeladaptierten Auge nur noch einen geringen Einfluß auf die Pupillenweite. Die Grenzen des Regelbereiches sind nicht nur durch die anatomischen Gegebenheiten bedingt. Eine weitgehendere Verengung der Pupille, wie sie z. B. durch Eserin zu erreichen ist, würde das Auflösungsvermögen des Auges wegen der Beugungserscheinungen an der engen Öffnung erheblich beeinträchtigen. Bei einem Pupillendurchmesser von 1 mm würde das Auflösungsvermögen des Auges nur noch etwa 2—3 Bogenminuten betragen. Mit Hilfe der Sollwertverstellung durch die Adaptation wird der Regelbereich jedoch bedeutend erweitert. So erklärt sich auch die Beobachtung von Hartinger⁷, der bei 5—15 Min. Anpassung an das Prüflicht über mehr als 4 Zehnerpotenzen der Beleuchtungsstärke einen annähernd geradlinigen Verlauf der Pupillenweite als Funktion vom Logarithmus der Beleuchtungs-

stärke erhielt. Auch unsere Abb. 3 verdeutlicht diese Verhältnisse: nach 10 Min. Adaptation an eine bestimmte Beleuchtungsstärke ist die Sollwertverstellung soweit fortgeschritten, daß die Pupillenweite nun um einen neuen (größeren) Wert schwankt. Diese „Regelschwankungen“, die die Pupille dabei ausführt, sind unter Umständen relativ groß, unter geeigneten Versuchsbedingungen können sie teilweise subjektiv als Helligkeitsschwankungen bemerkt werden. Sie sind sicher zu einem erheblichen Teil für die große Streuung der Meßpunkte nach längerer Einwirkung des Prüflichtes (Abb. 3) verantwortlich.

Nach unseren Versuchen ist im steilsten Teil der Kurve mit einem Regelfaktor (= das Verhältnis von Reizzuwachs mit Pupillenreaktion zu Reizzuwachs ohne Pupillenreaktion)* von etwa 0,5 zu rechnen, er mag bei völliger Ausschaltung der Adaptation noch etwas größer sein. Aus den kinematographischen Untersuchungen ergibt sich für die Laufzeit des Reglers (= Latenzzeit) ein Wert um 0,2 sec, die Einstellzeit beträgt 4 sec, die Zeitkonstante der Verengung liegt (für die Reaktion bei voll offener Pupille) bei 1,25 sec. Diese Daten lassen die Pupille — vom technischen Standpunkt — als einen relativ schlechten Regler erscheinen, wobei hier allerdings von der Differentialquotientenempfindlichkeit des Fühlers abgesehen wurde, die die Qualität der Regelung wahrscheinlich verbessert. Man darf daraus aber nicht den Schluß ziehen, biologische Systeme könnten in ihrer Qualität nicht mit technischen Reglern konkurrieren. Die Untersuchungen von Küpfmüller und Poklekowski⁹ am Regelmechanismus der Willkürbewegung (vgl. R. Wagner¹⁶) zeigen, wie weit sich biologische Systeme dem idealen Integralregler nähern können. Am Auge wäre eine solche „ideale Regelung“ aber gar nicht sinnvoll. Wäre die Pupille ein Regler mit hoher Regelgenauigkeit und optimaler Einstellzeit, so könnte man einen Übergang in den Bereich verschiedener Lichtintensitäten praktisch nicht mehr wahrnehmen. Für eine begrenzte Zeit ist es bei einem solchen Übergang durchaus wünschenswert, eine größere Abweichung von der retinalen Grunderregung und damit von der „Konstanz der Sehdinge“ zu erlauben. Erst die Adaptation mit ihrer wesentlich längeren Einstellzeit führt wieder eine weitgehende Konstanthaltung der retinalen Erregung herbei, die den Erfordernissen des Auges voll genügt: die „Konstanz der Sehdinge“ ist bei genügend langer Anpassungszeit in weiten Grenzen gewahrt, eine Schätzung der absoluten Helligkeit gelingt in diesem Bereich nicht (vgl. Ranke¹²).

Zusammenfassung

Die Funktion der Pupille als Haltere regler der retinalen Beleuchtung mit Sollwertverstellung durch die Adaptation wird an Hand der Abhängigkeit der Pupillenweite von der Beleuchtung und der Adaptationsdauer und der sog. Übergangsfunktion dargestellt. Regelfaktor und Einstellzeit entsprechen einem sehr schlechten Regler im Sinne des technischen Sprachgebrauchs. Erst durch

* In der Technik wird bei der Berechnung des Regelfaktors vom Sollwert ausgegangen. Da in unseren Versuchen der Sollwert unbekannt ist haben wir auf dem steilsten Teil der Kurven beliebige Werte angenommen und den Regelfaktor bei Verdoppelung der jeweiligen Lichtintensität berechnet.

die Mitwirkung der Adaptation wird die Regelgenauigkeit ausreichend und eine Konstanz der Sehdinge in weitem Intensitätsbereich gewährleistet. Ein solcher Regelapparat mit langer Einstellzeit erscheint für das Auge durchaus sinnvoll, um einen Übergang in verschiedene Lichtintensitätsbereiche deutlicher wahrnehmbar zu machen.

Summary

The function of the pupil as a regulator of the illumination of the retina by adjusting the nominal value by means of the adaptation has been demonstrated on the basis, that the size of the pupils is depending on the illumination, the duration of adaptation and the so-called transition-function. The regulator factor and the time of adjustment correspond to a very bad regulator in the technical sense of the word. Only by the co-operation of the adaptation the accuracy of the regulator is sufficient, to guarantee the "Konstanz der Sehdinge" in a large range of light intensities. Such a regulating system requiring a long time for the adjustment seems to be very reasonable for the eye, as the transition in the range of various light intensities becomes more definitely perceptible.

Résumé

On représente la fonction de la pupille en tant que régulateur de l'éclairement de la rétine avec variations des valeurs nominales par l'adaptation, à l'aide de la relation entre la largeur de la pupille, l'éclairement, la durée d'adaptation et la soit-disant fonction intermédiaire. Le facteur de réglage et le temps de mise au point forment un très mauvais régulateur au sens technique du mot. C'est seulement avec la collaboration de l'adaptation que la précision de réglage est suffisante pour assurer une valeur constante de l'objet dans une large portée d'intensité. Un tel appareil de réglage avec temps de mise au point assez long apparaît utile pour l'œil pour faire percevoir plus clairement la transition des différentes portées d'intensité lumineuse.

Schrifttum

- 1 Alpern, M. u. D. J. Benson, Amer. J. Optometr. **30** (1953): 569 — 2 Becker, W., Zschr. Biol. im Druck — 3 Couvreur, J., Compt. rend. Acad. sc. Paris **178** (1938): 416 — 4 Crawford, B. H., Proc. Roy. Soc. London B **121** (1936): 376 — 5 Drischel, H., Wiss. Zschr. Univ. Greifswald, Math. naturwiss. Reihe **II** (1952/1953): 99 — Engelking, E., Zschr. Sinnesphysiol. **50** (1919): 319 — 7 Hartinger, H., Zschr. ophth. Optik **25** (1937): 1 — 8 Kern, E., Zschr. Biol. **105** (1952): 237 — 9 Küpfmüller, K. u. G. Poklekowski, Zschr. Naturforsch. **11 b** (1956): 1 — 10 Machemer, H., Arch. Augenhk. **107** (1933): 440; ders., Kl. Mbl. Augenhk. **94** (1935): 305 — 11 Oppelt, W., Grundgesetze der Regelung, Wolfenbüttel-Hannover 1947 — 12 Ranke, O. F., Zschr. Biol. **105** (1952): 224 — 13 Reeves, P., Psychol. Rev. **25** (1918): 339 — 14 Schirmer, O., Graefes Arch. Augenhk. **40/V** (1894): 8 — 15 Trendelenburg, W. u. K. Drescher, Kln. Mbl. Augenhk. **76** (1926): 776 — 16 Wagner, R., Zschr. Biol. **83** (1925): 58 u. 120 und **86** (1927): 367 u. 397 — 17 ders., Probleme und Beispiele biologischer Regelung, Stuttgart 1954 — 18 Wiener, N., Cybernetics, New York 1948

Die Niederschriften sind möglichst einseitig mit Schreibmaschine zu schreiben. Beigefügte Abbildungen, graphische Darstellungen und Tabellen sollen auf der Rückseite den Namen des Verfassers und der Arbeit aufweisen. Als Vorlagen für die Abbildungen sind unmittelbar wiedergabefähige, also durchaus saubere Zeichnungen oder scharfe photographische Abzüge erwünscht. Sofern Neuzeichnungen nach den übersandten Vorlagen notwendig sind, erfolgen sie auf Kosten des Verfassers. — Die Beigabe von Tabellen soll wegen der hohen Satzkosten möglichst eingeschränkt werden; höhere Kosten werden dem Verfasser berechnet.

Unkosten-Entschädigung: Die Entschädigung für die Aufwendungen des Verfassers beträgt DM 24.— je Druckbogen. Mehr als 3 Druckbogen je Arbeit werden nicht honoriert.

Sonderdrucke: Die Verfasser erhalten 40 Sonderdrucke unberechnet. An Stelle der Unkosten-Entschädigung ist auch die Lieferung von weiteren Sonderdrucken (bis zu 60) möglich, sofern ihre Bestellung bei Rücksendung der Korrektur erfolgt. Mehr als insgesamt 100 Sonderdrucke können nicht angefertigt werden.

Alle Rechte, auch die des Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, behalten sich Urheber und Verleger vor. Es ist insbesondere nicht gestattet, ohne Genehmigung des Verlages dieses Heft, einzelne Beiträge oder Teile daraus auf photomechanischem Wege (Photokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

Einbanddecken

für Band 139 und die früheren Bände 132 ff. sind lieferbar.

Preis je Decke DM 3.—

Urban & Schwarzenberg · München und Berlin

Neu!

Krebsforschung und Krebsbekämpfung

Vierte Jahrestagung des Deutschen Zentrallausschusses
für Krebsbekämpfung und Krebsforschung
in Stuttgart vom 24.—27. Mai 1955

Herausgegeben von Prof. Dr. A. DIETRICH, Stuttgart

Mit 104 Abbildungen. 216 Seiten. 1956

Ganzleinen DM 29,60



URBAN & SCHWARZENBERG / MÜNCHEN · BERLIN

METATECHNIK

Anthropologische Beiträge
zur Frage nach den Grenzen
der Menschenbehandlung

Von
Prof. Dr. WALTER SCHEIDT, Hamburg

Mit VII und 108 Seiten. Gr. 8° 1956.
Halbleinen DM 12. –



URBAN & SCHWARZENBERG · MÜNCHEN · BERLIN